Kurs
EMBRYOLOGII
podług wykładów
Prof. Dra Kostaneckiego

Kraków
1895 r.

Wszystkie nauki, zmierzające do zbadania zjawisk zachodzących w organizmach żyjących, obejmujemy jednem mianem biologii. Z biegu rzeczy wypływa, że wpierw musimy się zapoznać z samym przedmiotem naszych badań, jego budową, jednem słowem - anatomią, zanim przejdziemy do badania jego funkcyj życiowych, jego życia. Dlatego też anatomia jest podstawową biologii. Biolog, zadaniem którego jest zgłębienie życia, za przedmiot swych badań obiera zarówno rośliny, jako też zwierzęta i człowieka, skąd w zakres biologii wchodzić powinna anatomia roślin, czyli phytotomia, anatomia człowieka i zwierząt, czyli zootomia. Przy badaniach swych biolog posługiwać się może metodą makroskopową, gdy np. opisuje wielkość, kształt lub położenie danego organu, albo też - mikroskopową, gdy chce wniknąć głębiej w budowę, istotę przedmiotu swych badań. Tak pierwsza, jak druga, jest metodą opisową.

Rys historyczny. Zawiłość budowy osobników dorosłych od dawien dawna pobudzała badaczy do zapoznania się z rozwojem organizmów, z historją ich przejścia od budowy prostszej do bardziej skomplikowanej, co stanowi przedmiot embryologii. Od czasów Arystotelesa uczeni zajmowali się historją rozwoju organizmów, lecz badania ich nie obejmowały pierwszych stadjów rozwojowych, gdyż te nie dają się zbadać gołem okiem — makroskopowo. Wskutek niedoskonałości techniki naukowej możliwem było wówczas badanie organizmów, znajdujących się już na dosyć wysokim stopniu rozwoju, kiedy organy wyraźnie już się zarysowują, gdy się znajdują już w stanie definitywnym. To też zdobycze nauki ówczesnej na polu badań embryologicznych były bardzo niezadowalniające. Dopiero wiek XVII dorzucił wiele wiadomości i myśli do naszej nauki. Postęp nauk biologicznych, który się ujawnił w tym czasie, bardzo się przyczynił do rozwoju embryologii. Badania porównawczo anatomiczne doprowadziły Harweya (wiek XVII) do wniosku, stanowiącego jedną z najdonioślejszych zdobyczy embryologii. Obserwacye makroskopowe nad rozwojem ptaków, gadów i płazów z jajka przy-

wiodły Harweya do konsekwencyi, że zwierzęta ssące też z jajka rozwijać się powinny. Teorją swoję streścił on w zdaniu: „Omne vivum ex ovo. Drugi fakt z tego czasu, znamienny dla rozwoju embryologii tyczył się techniki naukowej: był to wynalazek mikroskopu. Już w wieku XVIII pojawiają się w większej ilości prace embryologiczne, omawiające pierwsze stadja rozwoju organizmów. Pomimo to embryologia nie mogła się ugruntować na trwałych podwalinach, zanim nie rozwinęły się do pewnego stopnia inne nauki biologiczne, które jej miały przyjść z pomocą. Z tych nauk w pierwszym rzędzie postawić winniśmy anatomią porównawczą. W zeszłem stuleciu uczeni przyrodnicy uświadomili sobie ten pewnik, iż badanie i opisywanie zwierząt i człowieka może nam wyjaśnić budowę ich ciała, lecz nie jest w stanie doprowadzić do szerszych poglądów na świat żyjący; rozpowszechniło się przeto mniemanie, że jedynie przez porównywanie wyników badań rozmaitych gałęzi nauk biologicznych możemy dojść do jakiejś ogólniejszej syntezy. To też już Cuvier rozpoczął badania porównawcze; nie poprzestał on na porównywaniu istot, obecnie zamieszkujących naszę planetę,

lecz posunął się do badania zwierząt wygasłych, pogrzebanych w skorupie ziemskiej, i wykazania ich związku z obecnie żyjącemi. Od czasu więc Cuviera weszła w zakres nauk biologicznych paleontologia, t.j. nauka o tworach kopalnych. Gdy już do tego stopnia dotarł rozwój nauk biologicznych, nadszedł czas szybkiego postępu embryologii. W końcu zeszłego wieku Wolff, w bieżącym zaś Bär zastosowali w badaniach embryologicznych płodną w zdobycze metodę porównawczą. W zespoleniu trzech nauk biologicznych — anatomii porównawczej, paleontologii i embryologii — ostatnia znalazła trwałą podwalinę. Lecz dopiero epokowe odkrycie Schwanna i Schleydena w r. 1838 pchnęło rozwój embryologii na zupełnie właściwe tory. Odkrycie to dlatego ma tak doniosłe znaczenie dla embryologii, że wskazało na twór, stanowiący punkt wyjścia każdego organizmu żyjącego, że było odkryciem najpierwszego stadjum rozwojowego wszystkich istot żyjących — komórki. Od czasu tego odkrycia embryologia szybkim krokiem postępuje naprzód i wraz z anatomią porównawczą, histologią i paleontologią przyczynia się do stworzenia ostatecznej syntezy, wyrażonej w teoryi Dar-

winu, a która w krótkości da się streścić w sposób następujący: organizmy niższe, jednokomórkowe powoli się doskonalą i wytwarzają coraz wyższe organizmy aż do człowieka. Za tem twierdzeniem przemawiają bardzo liczne podobieństwa zasadnicze w budowie niższych i wyższych zwierząt, — podobieństwa, których niepodobna przypisać przypadkowi. Najbardziej jednak przekonywające dowody na poparcie przytoczonej teoryi znajdujemy w embryologii. Historja rozwoju wyższych zwierząt wykazuje, że zarodek każdego z nich przejść musi przez pewne stadja, z których pierwsze odpowiadają definitywnemu stanowi tworów najniższych, dalsze zaś — coraz wyższych, zanim wreszcie przybierze wszystkie cechy, charakteryzujące zwierzę dorosłe. Np., wszystkie zwierzęta na pierwszem stadjum swego rozwoju stanowią jednę komórkę (jajko); to stadjum odpowiada stanowi definitywnemu tworów najniższych — jednokomórkowych (np. ameba). W dalszym rozwoju każdy z żyjących tworów zasadniczo przejść musi przez stadjum dwuwarstwowego zarodka, t. zw. gastruli; z anatomii porównawczej wiemy, że w rzeczywistości twory dwuwarstwowe istnieją w stanie definitywnym. Analogią takę przeprowadzić moglibyśmy jeszcze dalej;

zauważyć tu jednak należy, iż te stadja życia zarodkowego zwierząt wyższych, które nie posiadają odpowiednich tworów definitywnych wśród przedstawicieli obecnie żyjącego świata, znajdują takowe, jak wykazuje paleontologia wśród zwierząt kopalnych. Zresztą już samo podobieństwo zarodków zwierząt wogóle, ssaków zaś w szczególności, podobieństwo, mogące w błąd wprowadzić nawet oko bardzo wprawnego badacza[x], przemawia za utworzeniem się świata zwierzęcego zgodnie z teorją Darwina. Analogię zachodzącą miedzy rozwojem osobnikowym a szczepowym, sformułował Haeckel w następującem prawie biogenetycznem: szczepowy rozwój grupy zwierząt odźwierciedla się dzisiaj w rozwoju osobnikowym. Te dwa rodzaje rozwoju — szczepowy (filogenesis) i osobnikowy (ontogenesis) — wypadnie nam często z sobą porównywać.

Na wytłomaczenie nasuwającego się w tem miejscu pytania: jakie przyczyny wywołują skrócone powtórzenie filogenezy w ontogenezie? — posiadamy tylko hypotezy, których niepodobna sprawdzić doświadczalnie. Jako pierwszy czynnik tej równoległości obu rozwo-

x) Znany embryolog Krause opisał rozwój allantoidy kurzęcej w tym mniemaniu, iż ma przed sobą zarodek ludzki i opisuje rozwój ludzkiej allantoidy.

jów przyjąć musimy dziedziczność, t. j. zdolność przekazywania wszystkich cech, przez organizm macierzysty nabytych, potomnym tworom. Z drugiej strony, nie umielibyśmy sobie wytłomaczyć, w jaki sposób z komórki pierwotnej mógłby się wytworzyć wyższy jakiś organizm, gdybyśmy nie przyznali komórce i wogóle tworom żyjącym zdolności do pewnych zboczeń od typu pierwotnego i przekazywanie takowych tworom pochodnym. To są dwa warunki niezbędne dla wytłomaczenia prawa biogenetycznego. Prawo to podległo surowej krytyce naukowej. Dzisiaj przyjmujemy nie wszystkie wprawdzie szczegóły, tyczące się tego prawa, jednakże jego myśl zasadnicza ostała się dotąd jeszcze.

W rozwoju wyższych kręgowców, który głównie omawiać będziemy, znajdujemy zupełne stwierdzenie prawa biogenetycznego Haeckla. Przechodzą one przez stadjum jednokomórkowej ameby, dwuwarstwowej gastruli przez stadjum odpowiadające definitywnemu stanowi ryb, gadów, płazów i ptaków. Wszystkie cechy rozwoju wyższych kręgowców, właściwe też rozwojowi niższych zwierząt, nazywać będziemy palingenetycznemi, gdyż one niejako powracają nanowo (πάλιν — γίγνομαι), odra-

dzają w osobnikach, stojących na wyższym szczeblu rozwojowym; te zaś cechy, które wyróżniają dane zwierzę od wszystkich, stojących niżej od niego, jako cechy nowonabyte w rozwoju szczepowym, nazwiemy cenogenetycznymi (καινός). Cechy cenogenetyczne dają możność odróżnienia od siebie najbardziej nawet zbliżonych pochodzeniem zwierząt. Jako cechy palingenetyczne człowieka znamy cechy właściwe wszystkim tworom żyjącym, dlatego też musimy go uważać za ostatnie najdoskonalsze ogniwo całego szeregu zwierząt, pomimo to, że posiada on niektóre organy upośledzone niejako w porównaniu z takimiż organami innych zwierząt (np. organ węchu u psa jest lepiej rozwinięty, niż u człowieka). Takie upośledzenie jest zjawiskiem drugorzędnem, dzięki któremu mógł się wydoskonalić organizm ludzki jako całość.

Znaczenie embryologii dla lekarzy. Nieraz daje się słyszeć zarzut, że embryologia zajmuje się zagadnieniami natury czysto teoretycznej i dlatego dla lekarza praktycznego niema żadnego znaczenia. Temu nie przeczymy, iż embryologia jest nauką teoretyczną, czysto filozoficzną; jako taka pociąga ona każdego mniej więcej wykształconego, myślącego człowieka, a więc inte-

resować powinna i lekarza. Pomijając ten wzgląd treści filozoficznej, zauważyć musimy, że w embryologii lekarz praktyczny znajdzie wiele wiadomości, które w przygotowaniu się do działalności praktycznej i w praktyce samej mogą mu być bardzo pomocnemi. Np. ze względów pedagogicznych dzisiaj wykład anatomii tak jest przeniknięty metodą embryologiczną, iż łatwe orjentowanie się w tym przedmiocie wymaga znajomości embryologii. Stwierdzić to możemy wielu przykładami. Przebieg peritoneum możemy dobrze zrozumieć tylko w związku ze znajomością rozwoju embryologicznego trzewiów; budowa kręgosłupa przedstawia się w świetle należytem też tylko przy pomocy embryologii i t. p. Bez znajomości embryologii nie moglibyśmy wytłomaczyć sobie w żaden sposób istnienia t. zw. organów szczątkowych, które z dziwną stałością występują u przedstawicieli świata zwierzęcego (np. kość ogonowa u człowieka). Dalej, cały dział anatomii patologicznej, traktujący zjawiska tworów wadliwych, potworów, opiera się tylko na embryologii. Nawet dla chirurga, traktującego swą specyalność ze zrozumieniem rzeczy, niezbędną jest znajomość embryologii; niech nam za przykład posłuży różnorodność przepukliny pachwi-

nowej nabytej (hernia acquisita) i powstałej przy opuszczaniu się jądra z jamy brzusznej do moszny (hernia congenita), lub też zjawisko połączenia jamy połyku ze światem zewnętrznym za pośrednictwem przetoki, otworu na szyi; zrozumienie tych wadliwości ustroju, które nieraz wypada chirurgowi usuwać przez operacyą, wymaga znajomości embryologii.

Zdawałoby się, że ze względów dopiero co przytoczonych dla lekarza wystarczy znajomość embryologii tylko człowieka. Na to zauważyć musimy, że pierwsze stadja rozwojowe człowieka zupełnie są nam nieznane i być może nigdy nie będą znane, skąd się rodzi konieczność wypełnienia tej luki przez embryologią porównawczą. Prócz tego będziemy nieraz zmuszeni uciekać się do embryologii porównawczej dla wytłomaczenia niektórych stadjów rozwojowych człowieka. (Np. jedną z kwestyj, wyjaśnienia których szukać należy w embryologii, jest powstawanie łuków i szpar skrzelowych u człowieka). Słowem, omawiając głównie historją rozwoju wyższych kręgowców, do których zaliczamy człowieka, o tyle tylko dotykać będziemy embryologii niższych zwierząt, o ile tego jasność wykładu i teoretyczna strona naszego przedmiotu wymagać będzie. Jeżeli jest prawdą, że medycyna

rozwój obecny zawdzięcza wysokiemu rozwojowi nauk teoretycznych, to te powinny być jaknajgłębszemi, jak najteoretyczniejszemi.

Samorództwo. Przed wynalezieniem mikroskopu dla wytłomaczenia pierwszych stadjów rozwojowych istot żyjących posługiwano się abstrakcyami i hypotezami. Przypuszczano np., że niektóre organizmy powstawać mogą same przez się — samorodnie. Za samorództwem (generatio spontanea, aequivoca), przemawiała naprzykład ta okoliczność, że w szklance wody, czystej na oko, po kilku dniach roiło się poprostu od żyjątek powstałych. Chociaż w ten sposób za samorództwem zdawały się przemawiać tylko obserwacye na tworach niższych, z czasem przypisywać zaczęto i wielu innym tworom zdolność samorodnego powstawania.

Praeformacya. (Owuliści. Animalkuliści). Jako antyteza do teoryi samorództwa w wieku XVII zjawiła się znana już nam teorja Harvey'a: „Omne vivum ex ovo", zwolennicy której otrzymali miano owulistów. Odkrycie przez Graaf'a w płciowych organach żeńskich pęcherzyków nazwanych jego imieniem, wzmocniło stanowisko owulistów. Zauważono, że z zawartości pęcherzyka Graaf'a (kuli z małym pęcherzykiem wśrodku) powstaje i rozwija się organizm. Ponieważ pierwsze stadja przekształcenia się treści pęcherzy-

ka Graafa nie były dokładnie znane, przyjęto hypotezę, że kula, znajdująca się w pęcherzyku t. j. jajko zawiera w sobie całkowity zarodek, którego dostrzedz nie możemy z powodu jego przeźroczystości. Podług tej hypotezy rozwój zarodka miałby polegać na jego wzroście i uwidocznieniu się. Gdyby tak było w rzeczywistości, musielibyśmy przyznać, że zarodek, znajdujący się jeszcze w pęcherzyku Graaf'a posiada organa płciowe, w których swoją drogą są już pęcherzyki Graaf'a z zarodkami i t. d. wstecz do nieskończoności. Ta konsekwencya z podanej wyżej hypotezy doprowadza do wniosku ostatecznego, że w prarodzicielce istot żyjących mieściły się już zarodki wszystkich powstałych później tworów żyjących; wobec tego istnienia hypoteza już w jajku całego zarodka, hypoteza praeformacyi zarodka w jajku nie mogła długo cieszyć się powodzeniem.

W wieku XVII uczeń Leeuvenhoeck'a Ham, słuchacz II roku odkrył w nasieniu męskiem ciałka, obdarzone witką, bardzo prędko poruszającą się. Z powodu ruchliwości ciałka te nazwano spermatozoonami s. spermatosomatami (plemnik). Powstała teraz nowa teorya, upatrująca w plemniku całkiem ukształconego zarodka z głową, kadłubem, rękami i nogami, jak świadczą o tem np. nieogłoszone drukiem rękopisy Purkinjego i rysunki w nich umieszczone. Zwolennicy tej teorji, —

przezwani animalkulistami, zredukowali czynność jajka w procesie rozmnażania się do roli dostarczania plemnikowi, przenikającemu do wnętrza jajka produktów odżywczych, kosztem których spermatozoon wzrasta, rozwija się, skąd powstaje nowy organizm.

Dopiero odkrycie komórki w r. 1838 sprowadziło embryologię na zupełnie prawidłowe tory. Teraz dopiero podjęto badania elementów płciowych męskich i żeńskich. Flemming wykazał, że plemnik jest niczem innem, jak tylko zmodyfikowaną komórką, że główka jego jest komórkowem jądrem, którego nitki chromatynowe silnie się zbiły, kurczliwa zaś witka — protoplasmą komórki macierzystej. Badania jajka doprowadziły do wniosku, że przedstawia ono jedną jedyną komórkę, która wraz z jądrem i jąderkiem w niej zawartemi wzrosła do olbrzymich stosunkowo rozmiarów. Wzrost ten, jak wykazały dalsze badania pęcherzyków Graaf'a, odbywa się kosztem otaczających jajko komórek, które dostarczają mu materjały odżywcze; nagromadzenie tych materjałów w jajku w postaci protoplasmy odżywczej, drugorzędnej s. deutoplasmy, jest właśnie przyczyną znacznych rozmiarów jajka i odbywa się w celu dostarczenia rozwijającemu się zarodkowi zasobu materjału odży-

czego.

Epigeneza. Około r. 1860 odkryto, że tylko jajko zapłodnione może się rozwinąć w twór żyjący, znaleziono, że zapłodnienie tak u zwierząt jako też u roślin, polega na tem, że plemnik przenika do jajka, główka jego t. j. jądro dzięki ruchom witki dostaje się do jądra jajka i z nim się zlewa, witka zaś rozpływa się w protoplazmie jajka. Oczywista, te fakty zasadniczo sprzeciwiały się teorjom owulistów i animalkulistów, z których jedna upatrywała ukształtowanego, praeformowanego zarodka już w jajku, druga — w plemniku. Obie te teorje praeformacyjne ustąpiły miejsce nowej teorji epigenetycznej, podług której wszystkie organy zarodka i sam zarodek tworzą się dopiero po zapłodnieniu w drodze podziału jajka, samo zaś jajko posiada tylko zasób sił, energią do podziału, ujawniającą się z chwilą zespolenia główki plemnika z jądrem jajka.

Rozmnażanie się płciowe i bezpłciowe. Wytwarzanie się elementów rozrodczych obojga płci w jednym osobniku (dwupłciowość—hermaphroditismus), jako też powstawanie bez zapłodnienia (powstawanie dziewicze — parthenogenesis) omówimy w dalszym ciągu.

Teraz, biorąc pod uwagę filogenezę, zastanowimy się nad dwiema kwestjami: 1). czy rozmnażanie się płcio-

we jest zjawiskiem pierwotnem, czy też wytworzyło się z biegiem czasu i rozwoju szczepowego, i 2). w jaki sposób mógł powstać pierwszy organizm żyjący.

Dzisiejsza nauka nie zna w naturze żadnego faktu samorództwa (generatio spontanea, aequivoca), lecz a priori przyjmuje, że pierwsza istota żyjąca – pierwsza komórka powstać musiała samorodnie. Niektórzy uczeni starają się wykazać, że dziś jeszcze w głębiach morskich samorództwo ma miejsce. Jako produkt powstawania samorodnego wskazują oni masę galaretowatą, podobną do protoplazmy, lecz nie posiadającą jąder. Jest to t. zw. Bathybius Haeckelii, który ma stać na pograniczu materyi martwej i najprostszej, jakkolwiek wysoko uorganizowanej, posiadającej jądro istoty żyjącej – komórki.

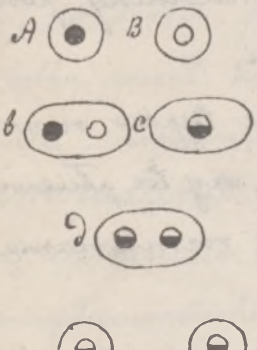
Zanim odpowiemy na pytanie, który z typów rozmnażania się – czy rozmnażanie się dziewicze, czy też płciowe – jest pierwotnym, omówić musimy sposoby rozmnażania się niektórych pierwotniaków (protozoa).

Najprościej akt rozrodczy odbywa się u tworu jednokomórkowego – amoeby. Gdy amoeba dosięgnie pewnej wielkości, jądro jej dzieli się na dwie części bezpośrednio, lub też drogą karyokinezy. Po podziale jądra protoplazma mniej więcej w równiku komórki przewęża się i wreszcie

rozpada się na dwie części, z których każda zawiera po jednej połówce podzielonego przedtem jądra amoeby macierzystej. Teraz każda z pochodnych amoeb może się samodzielnie odżywiać, wzrastać, rozmnażać się, słowem, stanowi samodzielną całość, zdolną do życia. W danym wypadku w wytworzeniu się nowego pokolenia przyjął udział cały jak jest organizm macierzysty.

U infuzorjów niektórych (Noctiluca milliaris) rzecz ma się już nieco odmiennie. Te wyjątka utraciły zdolności do samodzielnego podziału, zanim więc ma nastąpić akt rozmnażania się, zespalają się z sobą dwa podobne osobniki, np. A i B (rys. 1), w sposób następujący: wymoczki A i B zbliżają się do siebie aż do wzajemnego zetknięcia się; w miejscu zetknięcia się protoplazma A zlewa się bez śladu z protoplazmą B (b); następnie dopiero zespalają się ze sobą jądra obu infuzorjów (c); powstaje jedno jądro podlegające następnie podziałowi na dwie części w ten sposób, że każde z nowopowstałych jąder składa się w połowie z jądra osobnika A, w połowie zaś — B (d). Teraz następuje po-

Rys. 1.

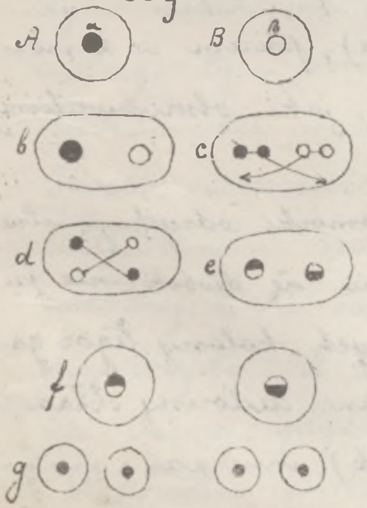


Objaśnienie szematu w tekście.

dział komórki na dwie części, zupełnie jak u amoeby. Każdy z dwóch powstałych organizmów może już teraz samodzielnie przez podział karyokinetyczny dać początek dwom nowym osobnikom. Konstatujemy więc na tym przykładzie fakt zespolenia się dwu osobników dla wytworzenia czterech, zwrócić jednak powinniśmy uwagę na to, że tu jeszcze nie dostrzegamy żadnej różnicy między osobnikami zespalającymi się: żaden z nich nie posiada cech charakteryzujących osobnik płci męskiej, względnie – żeńskiej.

U wymoczka pokrewnego poprzedniemu, – Colpidium, napotykamy już pierwsze stadjum płciowości. U Colpidium zespolenie zawsze poprzedza podział, tak samo, jak to widzieliśmy u Noctiluca, lecz samo zespolenie odbywa się inaczej, niż u Noctiluca. Po połączeniu się protoplazmy obu indywiduów

Rys. 2.



Objaśnienie szematu w tekście.

A i B (rys. 2a) w jedną całość (b), jądra ich (α i β) nie zlewają się z sobą, lecz każde na swoją rękę dzieli się uprzednio na dwie połowy. Powstają w ten sposób cztery jądra; dwa z nich pozostają w miejscu (c), podczas gdy dwa inne przesuwają się ku jądrom pozostającym w spokoju, jak na fig. d; każda z powstałych w ten sposób par zlewa się w jedno-

jądro (e). Cała komórka dzieli się na dwie połowy (f), z których każda daje początek dwu nowym organizmom (g). Proces rozmnażania się, a właściwie tylko zespolenia się dwu osobników Colpidium jest dla nas nadzwyczaj pouczającym. Mamy tu jedne jądra, zachowujące się przy zespalaniu passywnie, – te homologizujemy z jajkami, drugie zaś, aktywną rolę odgrywające, – te znów homologizujemy z plemnikami.

Już wśród najniższych tworów napotykamy przykłady kolonialnego pożycia całego szeregu komórek (np. Pandorina składa się z 16-32 komórek). Całej takiej kolonii może dać początek jedna komórka, która się oderpiła od kolonii macierzystej. Po kilku jednak generacyach komórki tracą zdolność odtwarzania kolonii, zdolność do podziału, i napowrót ją odzyskują dopiero po zlaniu się dwu jednakowych kolonij (Pandorina x), poczem w komórkach ich odbywa się takiż proces, jaki obserwowaliśmy u Noctiluca lub Colpidium.

W niektórych koloniach (Eudorina) komórki odzyskują utraconą zdolność do podziału po zlaniu się dwóch, – nie jakichkolwiek, lecz odpowiednio dobranych, kolonij tegoż gatunku. Pochodzi to stąd, że jedne kolonie Eudoriny składają się z dużych komórek (homologi jajek), inne zaś z małych

(homologi plemników), i tylko zlanie się dwóch różnorodnych kolonij Eudoriny może powrócić ich komórkom zdolność reprodukcyjną.

Istnieją kolonie, złożone z całych tysięcy komórek, np. Volvox. W kolonii Volvox'a niektóre tylko komórki przyjmują na się rolę elementów płciowych, w dodatku jedne kolonije wytwarzają duże komórki płciowe (homologi jajek), inne zaś — małe (homologi plemników). I również tylko zlanie się dwóch różnorodnych komórek może powołać do życia nową kolonię Volvox'a.

Wszystkie fakty, powyżej przytoczone dowodzą, że już wśród pierwotniaków znajdujemy początek rozmnażania się płciowego. W dalszym ciągu przekonamy się, że wśród metazoów istnieje tylko płciowe rozmnażanie się, a partenogeza, spotykana niekiedy w naturze, (np. u pszczół) nie jest zjawiskiem powrotu do pierwotnego typu rozmnażania się, nie jest zjawiskiem atawistycznem, lecz przedstawia zboczenie od typu pierwotnego.

Sposób rozmnażania się niższych tkankowców (metazoa). Z opisu sposobu rozmnażania się pierwotniaków widzimy, że w akcie tym uprzystępnia udział cały organizm macierzysty. U tkankowców (metazoa) rzecz ma się zupełnie inaczej, gdyż są to organizmy już zróżnicowane.

Najprostszą formę tkankowców stanowi gastrula. Twór ten

posiada kształt woreczka o podwójnej ściance komórkowej. Każda warstwa tej ścianki pełni specyalne funkcye: zewnętrzna (ektoderma) ochrania organizm od wpływów szkodliwych i jest przystosowaną do odczuwania bodźców zewnętrznych, dzięki czemu zwierzę ma możność oryentowania się w otaczającem środowisku t. j. wodzie, co do jej głębokości, temperatury, składników; wreszcie jest ona organem ruchu, gdyż migawki, pokrywające zazwyczaj ektodermę, ruchem swym, stale w jedną stronę skierowanym ułatwiają poruszanie się zwierzęcia w wodzie. Warstwa wewnętrzna (entoderma) spełnia funkcyą trawienia i odżywiania, pochłaniając z wody, wchodzącej do gastruli, części pożyteczne dla organizmu. Ektoderma nie jest zdolną do spełniania funkcyj entodermy i odwrotnie. Przy różnicowaniu się organizmu pewne komórki, wprawiając się do jednych czynności, utracają zarazem zdolność do innych funkcyj fizyologicznych, następuje więc w nich pewnego rodzaju rozwój regressywny. To też nie każda komórka gastruli może wytworzyć nowy organizm, jak się to odbywało śród pierwotniaków, lecz zdolność reprodukowania rodzaju posiadają swoiste komórki płciowe, wytwarzane przez entodermę. Nie spełniają one żadnej innej funkcyi fizyologicznej prócz podtrzymywania rodzaju, są one niejako pasorzytami względ-

dem reszty komórek organizmu. Jedne komórki płciowe dosięgają dość znacznej wielkości i w czasie zapłodnienia zachowują się biernie — są to komórki żeńskie; drugie, przeznaczone do odegrania roli czynnej w zapłodnieniu, kondensują się do bardzo małych rozmiarów — są to komórki męskie. Połączenie się komórki żeńskiej z męską, czyli zapłodnienie, jest niezbędne dla wytworzenia nowego organizmu.

Rozwój elementów płciowych u wyższych tkankowców. U wyższych tkankowców rozwój elementów płciowych jest już bardziej skomplikowany; posiadają one specyalne gruczoły dla wytwarzania komórek płciowych — jajek i plemników. Gruczoły płciowe powstają w jamie brzusznej w sposób następujący: pewna część otrzewnej zaczyna grubieć wskutek tego, że wyścielające ją komórki przybłonkowe stają się cylindrycznymi; jednocześnie leżąca pod nimi tkanka łączna uwypukla się, wznosząc je na sobie. Do tej chwili rozwój gruczołów płciowych żeńskich i męskich postępuje jednakowo i płci rozpoznać nie możemy. Jeżeli z takiego tworu indyferentnego ma powstać jajnik, komórki przybłonkowe wrastają w tkankę łączną w postaci sznurów (sznury Pflügera rys. 3). Przy dalszym rozwoju jajników tkanka łączna przerasta te sznury pochodzenia nabłonkowego, dzieląc je na osobne twory mniej więcej kuliste i tworząc

zarazem dla nich pochewkę włóknistą – *theca folliculi*. W ten sposób powstaje pierwszy początek pęcherzyka Graaf'a. Wkrótce w pęcherzyku tym rozrasta się nadmiernie jedna, niekiedy

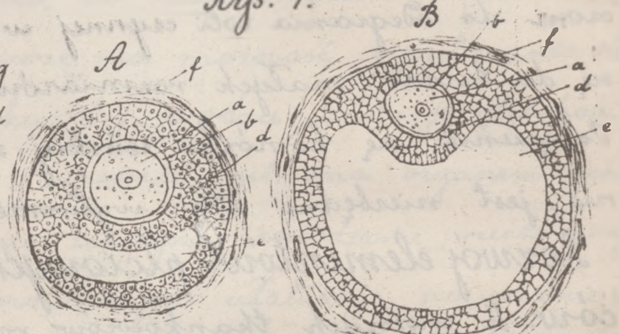
Rys. 3.



Część przekroju sagitalnego jajnika nowonarodzonego dziewczęcia.

a. przybłonek
d. sznur Pflügera, z którego powstają już pęcherzyki Graaf'a
c. prajajka, otoczone komórkami przybł.
b. sznur Pflügera
f. niedojrzałe jeszcze pęcherzyki Graaf'a
g. naczynia krwionośne.

Rys. 4.



Pęcherzyki Graaf'a (A, B) w dwóch stadjach rozwoju.

a. jajko
b. zona pellucida
d. komórki membrana granulosa, z których wytwarza się discus proligerus
e. liquor folliculi
f. theca folliculi.

zaś kilka komórek (prajajka), z których ostatecznie jedna tylko da nam jajko definitywne. Jednocześnie inne komórki nabłonkowe pęcherzyka Graaf'a mnożą się bardzo szybko, układając się w kilkanaście warstw, otaczających jajko. Gdy pęcherzyk już dojrzewa, tak że ma wkrótce pęknąć, niektóre komórki przybłonkowe, otaczające jajko podlegają pewnym zmianom i wytwarzają płyn przezroczysty **liquor folliculi**, który się nagromadza w znacznej ilości i odsuwa jajko wraz z czę-

ściną otaczających je komórek ku obwodowi pęcherzyka (rys. 4). Komórki, odsunięte przez liquor folliculi, tworzą wzgórek, zwany discus oophorus s. proligerus, w którym leży jajko. Jajka zwierząt żyworodnych posiadają jasną otoczkę zona pellucida, co do której jeszcze nie stwierdzono, czy jest produktem samego jajka, czy też otaczających je komórek. W zona pellucida na przekroju wybitnie uwydatniają się prążki, promienisto skierowane ku jajku. Prążki te są uwidocznieniem pod mikroskopem kanalików, w które wchodzą wypustki otaczających jajko komórek i dostarczających mu tą drogą produkta odżywcze.

W jajkach zwierząt niższych prócz zona pellucida odróżniamy jeszcze kilka innych osłonek, wytwarzających się przy przejściu jajka przez rozmaite części narządu rozrodczego. U kury np. w górnej części jajowodu jajko otacza się t. zw. białkiem. Białko posiada dwie osłonki: wewnętrzną bardzo delikatną i zewnętrzną — grubszą; są one z sobą zrośnięte i tylko w jednem miejscu oddalają się od siebie, tworząc niewielką przestrzeń, wypełnioną powietrzem, do oddychania jajka przeznaczonem. W dolnej wreszcie części jajowodu, wydzielającej obficie sole wapienne, jajko otrzymuje twardą skorupkę, która jest podziurkowana w celu ułatwienia dostępu powietrza do wnętrza jajka.

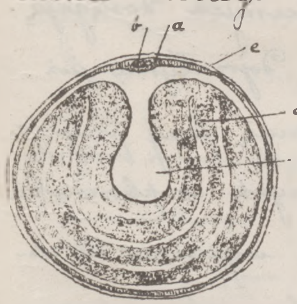
Pomimo pozornej różnicy między jajkami ssaków i niż-

szych kręgowców, łatwo jest uwidocznić między nimi bardzo ścisłą analogię. I tak, stanowią one zawsze jedną jedyną komórkę ze wszystkimi jej zasadniczymi częściami składowymi: każde jajko posiada jądro[x)] ze zrębem chromatynowym i jednem lub kilku jąderkami, oraz ciało protoplazmatyczne. Protoplazma jajka składa się z substancyi zasadniczej, protoplazmy właściwej i przypadkowej - deutoplazmy. Pierwsza jest przejrzystą, druga składa się z ziarenek rozmaitego kształtu i silnie załamujących światło.

Do zbudowania ciała zwierzęcego potrzebną jest tylko protoplazma, deutoplazma zaś jest materjałem, którym się odżywia zarodek w pierwszych fazach swego rozwoju, zanim nie zdobędzie możności czerpania pokarmu wprost z otaczającego środowiska. Stąd też protoplazmę nazwano plazmą rozrodczą, deutoplazmę zaś - plazmą odżywczą. Ilość nagromadzonej w jajku deutoplazmy jest tem większą, im dłużej rozwijający się zarodek nie pobiera materjałów odżywczych zewnątrz. Dlatego też jaja ssących, zarodek których w bardzo krótkim czasie po zapłodnieniu jajka zostaje połączony z organizmem matki, posiadają niewiele deutoplazmy i są stosunkowo małe; u ptaków, gadów i płazów, przeciwnie, zarodek przez cały prawie czas

x) Gdy jeszcze nie znano komórki, jądro w jajku nazywano vesicula germinativa, jąderko zaś macula germ., obecnie jednak nazwy te nie mają racyi bytu.

rozwoju embryonalnego odżywia się kosztem deutoplazmy jajka, skąd ilość jej musi być większą i jaja tych zwierząt dosięgają znacznych rozmiarów. Rozmieszczenie stosunkowe protoplazmy i deutoplazmy w jajach rozmaitych zwierząt przedstawia znaczne różnice. U wielu zwierząt deutoplazma odsuwa protoplazmę ku obwodowi jajka, sama zaś zajmuje prawie całą jego objętość. Jądro jajka zawsze podąża przy tem za plazmą rozrodczą. Podobne ustosunkowanie obu plazm posiada jajko kurze (rys. 5). Protoplazma razem z jądrem spłaszczonem zbiera się na powierzchni jajka (zwanego pospolicie żółtkiem) w postaci niewielkiego krążka soczewkowatego; resztę miejsca w jajku zajmuje deutoplazma, w której swoją drogą odróżniamy jedną jaśniejszą substancyą, t. zw. żółtko jasne i drugą, wyraźnie żółtego koloru — żółtko ciemne. Żółtko jasne składa się z bardzo drobnych płytek deutoplazmy, żółtko zaś ciemne — z płytek znacznie większych i grubszych. Jedno żółtko przechodzi w drugie nie raptownie, lecz stopniowo. Sam środek jajka zajęty jest przez żółtko jasne, skąd ciągnie się ono w postaci słupka ku krążkowi plazmy rozrodczej, tworząc dlań niejako poduszeczkę; stąd rozchodzi się po całej powierzchni żółtka ciemnego, powlekając je cieniutką warstewką, a prze-

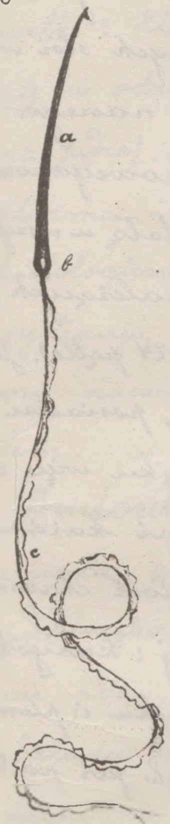


Rys. 5.
Jajko kury z jajnika.
a. protoplazma
b. jądro
c. żółtko ciemne } deutoplazma
d. żółtko jasne
e. błona, otaczająca jajko.

tego tworzy jeszcze kilka koncentrycznych warstw, rozmieszczonych wśród żółtka ciemnego. Stąd widzimy, że głównie żółtko ciemne tworzy masę jajka. Całe jajko jest otoczone dość silną błoną.

Zarówno jak jajko, tak i plemniki są pochodzenia nabłonkowego. U kręgowców wytwarzają się one w gruczołach płciowych męskich. Pierwszy początek gruczołów płciowych męskich i żeńskich, jak wspomnieliśmy już, jest zupełnie identyczny (patrz str. 23). Tam, gdzie u samicy powstaje jajnik, u samca wytwarza się jądro w ten sposób, że nabłonek otrzewnej wpukla się do tkanki łącznej w postaci sznurów, z których powstają następnie kanaliki nasienne jądra. Kanaliki te w stanie definitywnym wysłane są przybłonkiem jednowarstwowym i otoczone błonką z tkanki łącznej. W okresie dojrzewania płciowego komórki, wyścielające kanaliki, przez podział kilkakrotny wytwarzają kilka warstw komórek, których jądra znacznych dosięgają rozmiarów. Światło kanalików wypełnia się dojrzałymi już plemnikami. U salamandry wybitnie występują fazy przejścia komórek nabłonkowych kanalików nasiennych w plemniki. Komórki te naprzód bardzo wzrastają i wyraźnie się zarysowują. Pętle chromatynowe w jądrach komórkowych grubieją i przylegają do siebie, jednocześnie wybitnie uwydatnia się w jądrze opona chromatynowa; następnie opona ta niknie, protoplazma staje się przeźroczystą, a część jej wytwarza witkę, która się łączy z chromatyną jądra, zbitą ściśle w jedną wiąz-

kę wyprostowanych pętli. Powstaje w ten sposób plemnik, składający się z główki, utworzonej z chromatyny i witki z protoplazmy.



Rys. 6.
Plemnik salamandry.
a. główka
b. pasemko łączące
c. witka protoplazmatyczna.

Pomiędzy główką a witką znajduje się jaśniejsze pasemko łączące (rys. 6).

Z tego, cośmy dotąd powiedzieli o wytwarzaniu się elementów płciowych, widzimy, że zarówno jajka, jak plemniki powstają z komórek nabłonkowych. Stosownie do roli, jaką każdy z tych pierwiastków odegrać ma w akcie zapłodnienia, w rozwoju ich zauważyć można pewną rozbieżność. Bierne zachowanie się jajka przy zapłodnieniu pozwala na nagromadzenie się w nim znacznej ilości deutoplazmy, którą się zarodek odżywia w pierwszych stadjach rozwoju. Przeciwnie, cały rozwój plemnika zmierza do zapewnienia mu jak największej ruchliwości, dzięki której mógłby zapłodnić jajko; rozwijający się plemnik pozbywa się więc wszystkiego, coby ruchom jego mogło przeszkadzać: zmniejsza objętość jądra przez kondensacyę chromatyny, redukuje ilość protoplazmy do minimum.

Jajko zapłodnione przez podział wielokrotny wytwarza cały stos komórek, z których podług pewnych praw formuje się organizm. Ten fakt sprowadza cały orga-

niem do jednej komórki. Zanim jednak omawiać zaczniemy dalszy rozwój embryonalny i jego prawa, musimy się zastanowić nad kilku kwestyami, znajomość których stoi w ścisłym związku ze zrozumieniem głównej treści naszego przedmiotu. I tak np. w skład jądra komórkowego wchodzą pętle chromatynowe, ilość których jest stałą u wszystkich osobników do tej samej grupy zwierząt należących, (np. w jądrze komórki salamandry znajduje się 24 pętle). Jeżeli jajko i plemnik są zupełnymi komórkami, posiadać muszą takąż ilość pętli (chromosomów), w jajku więc zapłodnionem byłoby już 48 chromosomów. Ponieważ każda z potomnych komórek zawsze posiada takąż ilość chromosomów, co i komórka macierzysta (patrz niżej: karyokineza), więc wszystkie komórki (między nimi jajka i plemniki) salamandry w drugiej generacyi posiadałyby już po 48 chromosomów. Zapłodnione jajka salamandry z drugiej generacyi posiadałyby już 96 chromosomów i wydałyby trzecią generacyą o komórkach z takąż ilością chromosomów (96) i t. d. do nieskończoności. Ponieważ w rzeczywistości taki przyrost pętli chromatynowych nie istnieje, wykazać powinniśmy, w jaki sposób natura zapobiega zbytniemu nagromadzeniu się chromatyny w jądrach komórkowych.

W dalszym ciągu omówimy, czy jajko i plemnik są twora-

mi współrzędnymi, jednowartościowymi. W jaki sposób plemnik przenosi na potomków cechy ojca, zarówno jak jajko – cechy matki? Która właściwie część elementów rozrodczych pośredniczy w odziedziczaniu cech rodzicielskich? Jeżeli jedna z nich, (np. jądro), to do czego służą wszystkie inne (protoplazma, deutoplazma i t. p.)? Rozstrzygnięcie tych kwestyj wymaga znajomości histologicznej budowy komórki w szczegółach, które najwybitniej występują podczas podziału komórkowego; dlatego też omówimy nasamprzód budowę komórki w związku z jej podziałem.

Budowa komórki i jej podział. Komórka składa się z ciała protoplazmatycznego, wewnątrz którego znajduje się twór pęcherzykowaty kształtu zazwyczaj okrągłego*). Ciało komórkowe pod mikroskopem przedstawia budowę nadzwyczaj subtelną. Składa się ono z bardzo delikatnej siateczki, oczka której wypełnione są substancyą płynną. Co do budowy siateczki tej istnieje kilka teoryj: jedni uważają ją za twór budowy gąbczastej, podług drugich składa się ona z niteczek, niektórzy wreszcie sądzą, że niteczki te są tylko uwidocznieniem pod mikroskopem przestrzeni między pęcherzykami, z których ma się

*) Wszystko, co w dalszym ciągu o komórce mówić będziemy, odnosić będziemy do komórki okrągłej, ponieważ: 1). cechy zasadnicze komórki zupełnie nie zależą od jej kształtu, 2). wszystkie komórki jakiegobądź kształtu przed podziałem zwykle się zaokrąglają.

składają cała protoplazma. Bądźcobądź jednak w protoplazmie odróżniamy siateczkę, oczka której są wypełnione płynem (deutoplazma).

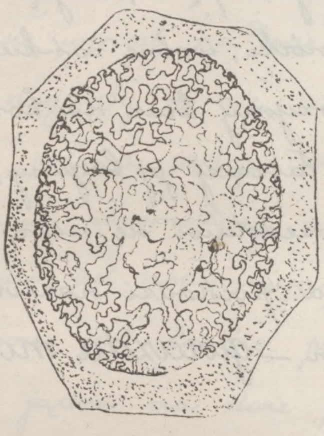
Jądro (nucleus) w stanie spoczynku otoczone jest oponką jądrową, wewnątrz której przebiegają delikatne, silnie pochłaniające barwiki, niteczki, tworząc niejako rusztowanie jądra, skąd też pochodzi nazwa – zrąb chromatynowy. Wśród zrębu wyodrębnia się jedno, niekiedy kilka miejsc okrągławych, w których w większej ilości nagromadza się chromatyna; są to t. zw. jąderka (nucleoli). Przestrzenie, niezajęte w jądrze przez zrąb chromatynowy, wypełnione są sokiem jądrowym, co nadaje jądru pozór pełnego pęcherzyka.

Dawniej przypuszczano, że przy podziale komórki jądro wprost się rozpada na dwie części; lecz przed 25 laty zauważono, że podział jądra jest zjawiskiem bardzo zawiłem, któremu towarzyszą charakterystyczne figury w ułożeniu chromatyny, ciągłe przesuwanie się jądra, względnie uwidocznionych przy podziale nitek chromatynowych, w skład jądra wchodzących. Stąd taki podział komórki nazwano karyokinezą (κάρυον – jadro, κινέω – poruszam), lub karyomitozą (κάρυον, μίτος – nitka).

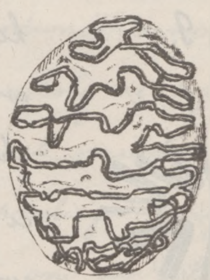
1. Wyosobnienie się nitek chromatynowych przy podziale jądra zaznacza się w sposób następujący: na miejscu zrębu delikatnych

nieregularnych niteczek (rys. 7) w jądrze wybitnie występują szeregi grubszych nitek; jąderko, dotąd wyraźne, zanika, wcho-

Rys. 7.



Rys. 8.



Jądro komórki.

Stadjum kłębka zbitego.

Stadjum kłębka luźnego. (półszematycznie).

dząc zapewne w skład nitek chromatynowych; opona jądrowa na tym stadjum zostaje jeszcze nienaruszoną. Obraz, jaki przedstawia teraz jądro, przypomina kłębek nici, skąd pochodzi nazwa: **stadjum kłębka zbitego** (rys. 7).

Po dojściu do stadjum kłębka zbitego jądro utraca swą oponkę, wskutek czego pętle chromatynowe, dotąd zwarte, zaczynają się rozsuwać i jądro przechodzi w **stadjum kłębka luźnego** (rys. 8). W tym stadjum nie możemy jeszcze oznaczyć, czy kłębek się składa z jednej nieprzerwanej nitki chro-

matynowej, czy też z całego szeregu nitek z sobą splątanych. W stadjum, nieco późniejszem przekonamy się, że chromatynowe części jądra w charakterystyczny sposób gromadzą się w równiku komórki, mianowicie układają się one w postaci pewnej ilości (najczęściej 24) osobnych pętli*), zagięte końce których skierowane są ku środkowi komórki, wolne zaś-ku równikowi.

Rys. 9.



Szemat stadjum gwiazdy macierzystej. Objaśnienie w tekście.

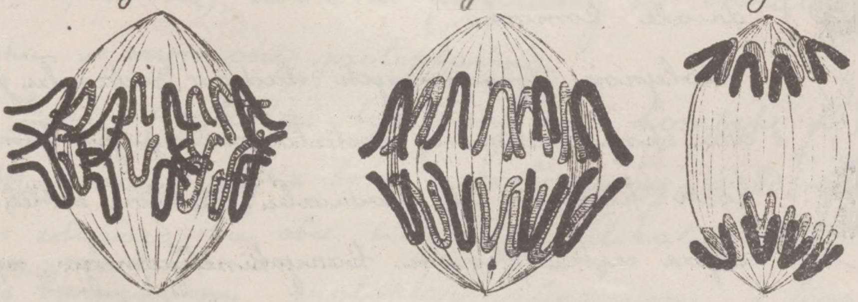
Jeżeli spojrzymy teraz na komórkę w kierunku osi, łączącej jej bieguny, to układ chromosomów przedstawi się nam w postaci gwiazdy, skąd pochodzi nazwa omawianego stadjum — gwiazda macierzysta (rys. 9).

Badanie rozmaitych komórek jednego osobnika i rozmaitych osobników, do jednej grupy zwierząt należących, wykazały, że ilość chromosomów w stadjum gwiazdy macierzystej jest zawsze stałą. Na delikatnie zabarwionych preparatach widzimy, że chromosomy gwiazdy macierzystej rozszczepiają się (co się odbywa bardzo powoli) w kierunku podłużnym; teraz każdy z chromosomów macierzystych składa się

*) U niektórych zwierząt części chromatynowe w omawianem stadjum przedstawiają się w postaci prążków lub kul, często więc używać będziemy ogólniejszej nazwy: ciało barwne = chromosom, zamiast pętla chromatynowa.

z dwu, cieńszych wprawdzie, chromosomów potomnych (rys. 9). Ponieważ każdy chromosom zosobna rozszczepił się podłużnie, t.j. w kierunku największego wymiaru, cała więc chromatyna idealnie przepołowioną została. Gdyby przy podziale komórki jądro rozpadało się wprost na dwie połowy, jak dawniej sądzono, chromatyna nigdyby się nie mogła z taką równomiernością podzielić. Np. ta połowa jądra, w której znajdowałoby się jąderko, posiadałaby więcej chromatyny, niż druga. Moment rozszczepiania się chromosomów jest najważniejszym w całym przebiegu karyokinezy. Dalszy proces jest bardzo prosty. Prowadzi on do ostatecznego podziału jądra na dwie połowy: obie połowy rozszczepionego chromosomu opuszczają równik i cofają się każda do przeciwnego bieguna komórki (rys. 10, 11). Przytem pętle skierowują się ku biegunom

Rys. 10. Rys. 11. Rys. 12.



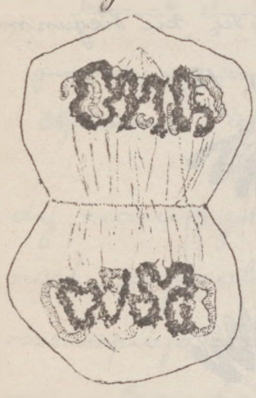
Szemat powstawania gwiazd potomnych.

(Objaśnienie w tekście).

zagiętymi końcami, swobodnymi zaś stale zostają zwrócone ku równikowi. Jeżeli z góry spoglądać będziemy na układ chro-

mosomów na jednym z biegunów, przedstawi się on nam w postaci gwiazdy, podobnej do gwiazdy macierzystej. Na drugim biegunie będziemy mieli ten sam obraz, skąd stadjum to nazwano stadjum gwiazd potomnych (rys. 12). Po omówionych zmianach w jądrze, komórka zaczyna się przewężać w równiku i wreszcie rozpada się na dwie symetryczne części. Teraz pętle chromatynowe w każdej z komórek potomnych zaczynają się łączyć w kłębek – obie komórki przechodzą w stadjum kłębków potomnych. Na tem stadjum wybitnie występują jeszcze pętle chromatynowe (rys 13), lecz zaczynają już one wysyłać wzajemnie do siebie niteczki łączące, przez co utracają kształt wyraźnych pętli, lecz zatrzymują do pewnego stopnia układ gwiazdy, co ujawnia się znów wyraźniej przy ponownym podziale komórki.

Rys. 13.



Powstawanie kłębków potomnych.

Kolejność omówionych stadjów podziału jądra skonstatowaną została na żywych komórkach podczas ich podziału. Niektóre subtelniejsze części procesu karyokinetycznego, np. rozszczepianie się podłużne chromosomów, obserwować można tylko na komórkach barwionych, a więc już nieżyjących. Jeżeli jednak skombinujemy ten preparat barwiony ze stadjum gwiazdy macierzystej, cofaniem się pętli ku biegunom i t.d.

z obrazami, jakie widzimy na komórkach żyjących, w takim razie wątpliwości co do istotnego czasowego następstwa powyżej opisanych stadjów być nie może.

Z powyższego opisu podziału komórki widzimy, iż zupełnie słusznie proces ten nazwano karyokinezą s. karyomitozą, bo przez cały niemal czas trwania podziału jądro, względnie jego części składowe, znajdują się w ciągłym ruchu. Nasuwa się obecnie pytanie, jaki czynnik ruchy te wywołuje i kieruje niemi? Moglibyśmy chromosomom przypisać zdolność do poruszania się samoistnego, lecz, jak wszędzie przy fizyologicznych ruchach komórki (choćby nawet tak skomplikowanej, jak włókno mięsne gładkie, a nawet prążkowane, które nie są niczem innem, jak olbrzymiemi komórkami z wysoce wyosobnioną protoplazmą), tak i tu postaramy się odnaleźć przyczynę ruchu w czynności protoplazmy.

Jeżeli spoglądać będziemy na komórkę w stadjum gwiazdy macierzystej z boku, spostrzeżemy, iż od równika komórki zdążają ku obu biegunom delikatne niteczki barwiące się barwikami protoplazmatycznymi; z tego wnioskujemy, iż są one pochodzenia protoplazmatycznego. Ponieważ niteczki te nie pochłaniają barwików jądrowych, nazywano je dawniej, gdy tylko te barwiki stosowano, nitkami achromatynowymi. Nitki te w stadjum gwiazdy macierzystej tworzą t. z. wrzecionko w postaci dwu stożków,

(rys. 14), wspólna podstawa których leży w polu równikowem komórki (tam gdzie się układają chromosomy), wierzchołki zaś

Rys. 14.



Szemat wrzecionka achromatynowego.

Rys. 15.



Szemat, uwidaczniający części składowe nitek achromatynowych.

w tych miejscach obu pól biegunowych, w których schodzą się niteczki. Miejsca te, barwiące się wyraźnie hematoksyliną i żelazem, nazwano **ciałkami biegunowymi** od położenia, jakie zajmują podczas karyokinezy; później atoli spostrzeżono, że ciałka te znajdują się także w komórce niedzielącej się (patrz niżej), nadano im tedy nazwę **centrosoma**. Oprócz nitek achromatynowych, tworzących wrzecionko gwiazdy macierzystej z ciałek biegunowych wychodzą nitki we wszystkie strony pola biegunowego, tworząc t. zw. **promieniowanie biegunowe**. Gdy rozszczepione podłużnie chromosomy gwiazdy macierzystej poczynają cofać się ku biegunom dla utworzenia gwiazd potomnych, uwidoczniają się w przestrzeni równikowej nowe nitki achromatynowe między rozchodzącymi się w strony przeciwne chromosomami (rys. 15). Jednocześnie stożek nitek achromatynowych, przebiegających między chromosomami a ciałkiem biegunowem (t. zw. półwrzecionko) staje się coraz krótszym. Badania wykazały, że niteczki ujawniające się między rozchodzącymi się chromosomami gwiazdy macierzystej

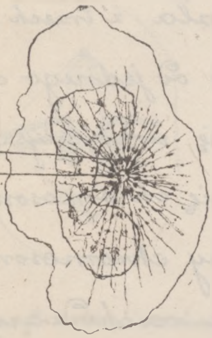
są nitkami, które przebiegają bez przerwy od jednego ciałka biegunowego do drugiego, które więc te ciałka biegunowe między sobą łączą. Nitki te, których jest wielka ilość, tworzą zupełne wrzecionko (wrzecionko środkowe, Centralspindel), cała więc figura achromatyczna będzie się składała z trzech części: 1). wrzecionka środkowego, przebiegającego od jednego ciałka biegunowego do drugiego i ujawniającego się w późniejszych stadjach karyokinezy między rozchodzącymi się chromosomami potomnemi; 2). z dwóch stożków nitek między chromosomami a ciałkiem biegunowem; 3). z promieni rozchodzących się z ciałka biegunowego w plazmę komórki i tworzących t. zw. promieniowanie biegunowe (rys. 15).

Gdy protoplazma komórki zaczyna się przewężać, nitki achromatynowe wrzecionka środkowego przerywają się. W komórkach potomnych centrosom i promieniowanie biegunowe jest widocznem aż do stadjum kłębka potomnego; inne części nitek achromatynowych nikną w protoplazmie o wiele wcześniej.

W ostatnich czasach odkryto, że u leukocytów stale istnieje centrosom w samem centrum komórki, od którego rozchodzą się promieniście po całej komórce niteczki achromatynowe. Na tych nitkach wyraźnie zarysowują się zgrubienia — mikrosomy —, które się układają w równej odległości od centrosomu i tworzą w ten sposób wkoło niego szereg kół koncentrycznych,

z których najwybitniej występuje pierwsze koło, otaczające centrosom (rys. 16). Koło to (w obrazie mikroskopowym — w rzeczywistości zaś kula) nosi miano sfery archoplazmatycznej (Sphäre, Attractionssphäre). Mikrosomy łączą się z sobą za pomocą cieńszych pasemek w nitki, przypominające swą budową do pewnego stopnia włókienko mięsne. Gdy na stadjum gwiazdy macierzystej pasemka łączące grubieją, mikrosomy zbliżają się do siebie, nitka achromatynowa staje się bardziej jednolitą i zarazem krótszą, przez co pociąga ku ciałku biegunowemu chromosom, z którym się łączy.

Rys. 16.



Leukocyt (półschematycznie).

a. centrosom

b. sfera archoplazmatyczna.

Cały więc mechanizm przesuwania się chromosomów sprowadza się do czynności protoplazmy, mianowicie tej części, z której tworzą się nitki achromatynowe i centrosom. Centrosom oddziaływuje na nitki achromatynowe i wprowadza je w stan czynny. Na czem to oddziaływanie polega — nie wiemy; to jest pewna, że nitki achromatynowe, szczególniej zaś centrosom, koncentrują w sobie wszystkie ważniejsze funkcye życiowe protoplazmy, co usprawiedliwia w zupełności objęcie ich osobną wspólną nazwą archoplazma. Odkrycia, poczynione na leukocytach mają doniosłe ogólne znaczenie, gdyż ciałka białe najlepiej zachowały typ

pierwotnej niewyosobnionej w pewnym kierunku komórki, co daje pewną rękojmię, że i wszystkie inne komórki posiadają takąż, co i one, istotną budowę, zatartą atoli przez nagromadzenie znacznej ilości tworów deutoplazmatycznych. To też u innych komórek ujawnia się istotna budowa komórki dopiero wtedy, kiedy czynność jej zaznacza się najwybitniej t. j. podczas podziału, gdy wszystkie części archoplazmatyczne gromadzą się dla przeprowadzenia tegoż.

Jeżeli jajko i plemnik są zupełnymi komórkami, powinny zawierać w sobie oprócz protoplazmy i jądra, archoplazmę z centrozomem. Że tak jajko jako też plemnik posiadają jądro i plazmę, o tem już wspominaliśmy (patrz str. 26, 28). Prócz tego widzieliśmy, że w plemniku oprócz główki (właściwie jądra) i witki protoplazmatycznej znajduje się niejako pomost, łączący te dwie części plemnika; nazwaliśmy go pasemkiem łączącem. Otóż to właśnie pasemko jest archoplazmą plemnika, która razem z centrosomem bez wyjątku zawsze leży między główką a witką. W ten sposób wykazaliśmy, że plemnikowi nie brakuje żadnej z istotnych części komórki. Badania lat ostatnich wykazują, że jajko również posiada w bliskości jądra centrosom.

i archoplazmę, którą dostrzedz jest bardzo trudno wskutek znacznej ilości deutoplazmy, nagromadzonej w jajku.

Zapłodnienie. Przez czas długi kwestja zapłodnienia stanowiła terram incognitam dla uczonych. Kwestja ta została wyjaśnioną, skoro zwrócono się do obserwowania procesów przenikania plemnika do jajka u niższych zwierząt, u których cały proces zapłodnienia odbywa się zewnętrznie. Znakomity materjał obserwacyjny pod tym względem przedstawiają jaja jeżowców (Echinodermata), które są przezroczyste i dają się bardzo łatwo zapładniać sztucznie. Dosyć jest na szkiełku zegarkowem umieścić w wodzie morskiej pewną ilość jaj jeżowca i dodać następnie wody z dojrzałem nasieniem, świeżo wyjętem z płciowego gruczołu męskiego, a natychmiast plemniki, bystre wykonując ruchy, zbliżają się do jajek w bardzo wielkiej ilości,

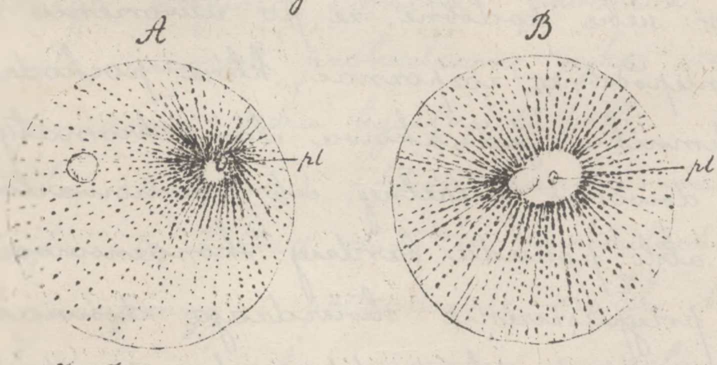
Rys. 17.



Małe odcinki jaj gwiazdy morskiej (Asterias glacialis) według Fol'a. Liczne plemniki zdążają ku jajku; z nich jeden tylko zapładnia je. (Bliższe objaśnienie w tekście).

skierowując się ku nim główką (rys. 17. A). Plemnik, który się najpierw zbliża do powierzchni jajka, wywołuje na niej wypuklenie protoplazmy, do którego dotyka swą główką (rys. 17 B). Wskutek szybkich wahadłowych ruchów witki główka plemnika całkiem wchodzi do jajka, poczem witka przestaje wykonywać ruchy i niknie, jądro zaś uprzednio wydłużone i zakończone śpiczasto, przybiera kształt kulisty. Jednocześnie obraca się ono pasemkiem łączącem ku jądru jajka, wskutek czego przy posuwaniu się ku jądru główka plemnika wciąż jest poprzedzaną przez centrosom. Od tego ostatniego poczynają teraz rozchodzić się promienie po całem jajku (rys. 18 A). Gdy jądra obu komórek płciowych bardzo się już zbliżą do siebie, promienie nieco

Rys. 18.



Zapłodnione jajko jeżowca.

Plemnik (pl) przeniknąwszy do wnętrza jajka, zdąża ku jego jądru. W protoplazmie widocznem jest charakterystyczne promieniowanie.

od nich odstępują i obejmują je jednem wspólnem promieniowaniem (rys. 18 B). Teraz jądra zatracają swe oponki, wyswobodzone zaś pętle chromatynowe jajka i plemnika mięszają się z sobą, tworząc kłębek luźny i dalsze stadja karyokinezy. Wobec znacznej różnicy wielkości jąder komórek płciowych mimowoli zrodzić się może wątpliwość, czy małe jądro plemnika jest równowartościowe dużemu stosunkowo jądru jajka? Liczne fakty wątpliwość tę zupełnie rozwiewają. Widzieliśmy, że tak jądro jajka, jako też plemnika w pewnem stadjum zapłodnienia rozpadły się na pętle chromatynowe; ilość pętli, pochodzących z każdego jądra, jak wykazało liczenie u jeżowców, jest jednakową (u Echinus microtuberculatus = 9, a więc 2×9 = 18), w dodatku pętle wszystkie są tak do siebie podobne, że po utworzeniu się kłębka luźnego niepodobna rozpoznać, które pochodzą od jajka, które od plemnika. Jednakowa ilość chromatyny w obu jądrach dowodzi zupełnej ich równowartościowości. Plemnik atoli posiada bardziej skondensowaną chromatynę. To przypuszczenie stwierdzają doświadczenia nad zapładnianiem jajek, poddanych uprzednio działaniu eteru, chloroformu lub innych środków, ubezwładniających protoplazmę. Plemnik, dostawszy się do zanarkotyzowanego jajka, zużywa na dotarcie do jądra jajka

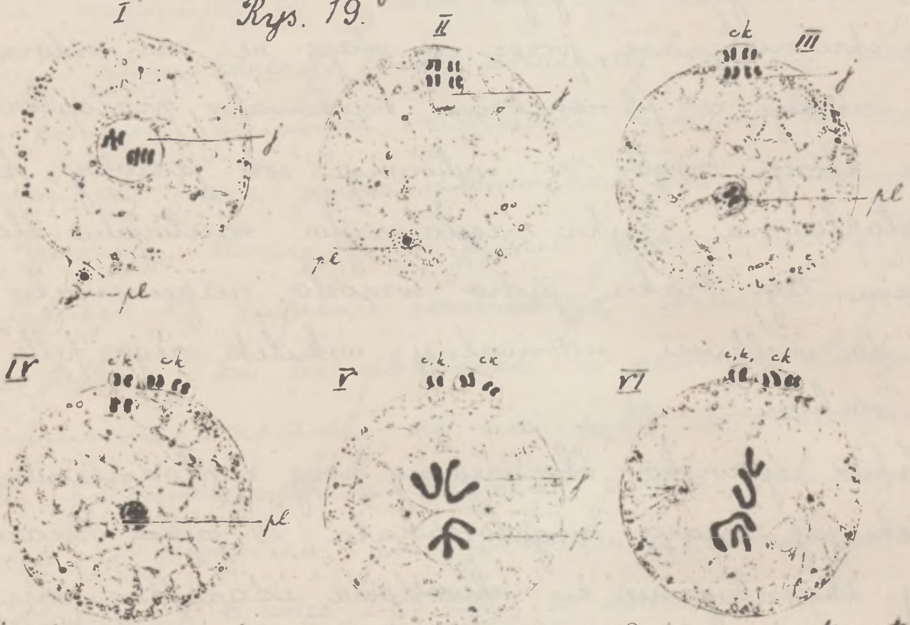
o wiele więcej czasu, niż w warunkach normalnych – (norm. 10 – 15 min.). Pozostając przez czas dłuższy pod wpływem protoplazmy jajka, jądro plemnika wzrasta do wielkości jądra jajka i jednocześnie rozluźnia pętle chromatynowe, przez co stają się one widocznymi. To wskazuje, że plemnikowi brakowało protoplazmy, kosztem której mógłby się wytworzyć sok jądrowy, skoro więc protoplazma jajka dostarczyła materjału dla usunięcia tego braku, jądro wzrosło, napęczniało niejako do wielkości normalnej, wskutek czego pętle mogły się rozluźnić.

Takież zjawisko obserwujemy przy zapłodnieniu normalnych jaj Ascaris megalocephala. W jajku Ascaris jądro leży ekscentrycznie, ku obwodowi, zdążający więc doń od przeciwnego bieguna komórki plemnik przejść musi przez całą niemal protoplazmę jajka wzrastając przez to do rozmiarów jądra tegoż (rys. 19. I–VI).

Zjawiska, zachodzące podczas zapłodnienia w protoplazmie jajka są bardzo różne u rozmaitych zwierząt. Stosunek wzajemny i pochodzenie ciałek biegunowych w zapłodnionem jajku jeżowców przedstawia się według Fol'a w sposób następujący: plemnik wprowadza do jajka centrosom, który się umieszcza między jądrami obu komórek, przyjmujących udział w zapłodnieniu. Centro-

som jajka znajduje się po przeciwnej stronie jądra jajka (rys. 20.I), każdy z centrosomów dzieli się na dwie połowy, które się oddalają od siebie (II i III) aż do zlania się z połową obcego centrosomu (IV). Stąd powsta-

Rys. 19.



Szemat wyjaśniający powstawanie ciałek kierunkowych (redukcya chromatyny str. 57) i akt zapłodnienia jajka Ascaris megalocephala bivalens. — pl — jądro plemnika; j — jądro jajka; ck — I ciałko kierunkowe; c,k, — II ciałko kierunkowe.

ją dwa centrosomy, z których każdy składa się w połowie z centrosomu jajka, w połowie zaś — plemnika. Proces podziału i posuwania się centrosomów Fol nazwał „Quadrille des centres", gdyż przypomina on jedną z figur kontredansa. Centrosomy teraz umieszczają się na dwu przeciwnych biegunach jajka, promieniowanie zaś układa się w części koło jednego z nich, w części zaś — koło drugiego. U większości innych zwierząt (np. Asca

Rys. 20.



„Quadrille des centres" Fol'a.

Objaśnienie w tekscie.

-ris megalocephala) przy zapłodnieniu nie uwydatnia się ani centrosom jajka, ani też promieniowanie. W tych wypadkach obydwa ciałka biegunowe pochodzą od plemnika, centrosom zaś jajka ulega zanikowi.

Istota i cel zapłodnienia. Tak się przedstawia strona faktyczna zapłodnienia. Badania lat ostatnich, które wyjaśniły rolę każdej z części składowych komórek płciowych w akcie zapłodnienia, rzuciły światło na istotę i cel tego ciekawego procesu.

Jajko zapłodnione, jak już wspominaliśmy, przez podział wielokrotny wytwarza stos komórek, z którego formuje się twór, odziedziczający po swych rodzicach budowę morfologiczną. Substancyą, w skład komórki wchodzącą i obdarzoną zdolnością przenoszenia cech rodzicielskich na potomstwo, Naegeli nazwał idioplazmą. Jedni szukali idioplazmy w protoplazmie, inni znów w jądrze komórek płciowych. Doświadczalnie kwestję tę rozstrzygnął Boveri.

Istnieją dwa pokrewne typy jeżowców: Echinus microtuberculatus i Spaerechinus granularis, larwy których wybitnie się różnią od siebie. Po skrzyżowaniu tych dwu typów otrzymujemy bastardy (mięszańce),

stojące na pograniczu między obu typami rodzicielskimi, t.j. posiadające w części cechy ojca, w części zaś matki. Boveri wstrząsał w próbówce z wodą morską jajka Sphaerechinus, przez co od niektórych z nich odrywała się część protoplazmy, inne zaś pozostawały zupełnie nieuszkodzone. Teraz dolewał on do próbówki wody z plemnikami Echinus, przez co otrzymywał twory trojakiego rodzaju: 1). przez zapłodnienie jajek nieuszkodzonych powstawały typowe bastardy, 2). z jajek, które utraciły przy wstrząsaniu część protoplazmy, wytworzyły się takież bastardy, lecz nieco mniejsze wskutek mniejszej ilości protoplazmy odżywczej, 3). plemniki Echinus, które przeniknęły do kawałków protoplazmy, nie posiadających jąder, rozwinęły się w typowe larwy Echinus. Ponieważ w ostatnim wypadku plemnik Echinus po zespoleniu się z protoplazmą Spaerechinus dał początek swojego larwie typu, podczas gdy w pierwszym wypadku (gdy się oba jądra zespalały) powstawały bastardy, Boveri zupełnie słusznie wywnioskował, iż jądro, właściwie **chromatyna jądra jest idioplazmą Naegeli'ego**, nosicielką dziedziczności.

Dla rozstrzygnięcia pytania, która część plemnika i która część jajka (czy jądro, czy archoplazma) jest konieczna do pobudzenia komórki jajka do podziału, przeprowadził Boveri drugą część doświadczeń, które sprowadzić się dają do na-

stępujących faktów: 1). w wypadkach patologicznych kilka plemników naraz przenika do jajka, lecz tylko kilka (2, 3 lub 4) z nich zespala się z jądrem jajka, inne zaś na swoję rękę tworzą figury karyokinetyczne i charakterystyczne promieniowanie; 2). przeniknąwszy do kawałka protoplazmy, pozbawionego jądra plemnik zdolen jest rozwinąć się w nowy organizm; 3). przy zastosowaniu pewnych odczynników plemnik, wprowadzony do protoplazmy jajka pozostawia swą główkę w części obwodowej protoplazmy, a tylko centrosom jego, otoczony promieniami, odczepiwszy się od główki, zdąża ku jądru jajka, a pomimo to podział jajka przychodzi do skutku, jak po normalnym przebiegu zapłodnienia.

Dwa pierwsze wypadki wymownie świadczą o tem, iż jądro jajka nie przyjmuje czynnej roli w rozwoju zarodka (w podziale jajka), tak że nawet przy zupełnej nieobecności jądra jajka z plemnika może się rozwinąć nowy organizm. Wypadek trzeci wykazuje, że główka plemnika (jądro) również może być pominiętą przy pobudzeniu jajka do podziału, i że sam tylko centrosom plemnika, zbliżywszy się do jądra jajka pobudza to ostatnie do podziału, wywołuje rozwój zarodka.

„Quadrille des centres" u jeżowców przemawia za tem, że centrosom jajka w równej mierze odgrywa czynną rolę przy rozwoju zarodka, lecz spostrzeżenia na innych zwierzętach

zrobione, tego nie potwierdzają.

Na zasadzie przytoczonych spostrzeżeń i wniosków Boveri zbudował teorję zapłodnienia, wyjaśniającą jego istotę i cel. Podług tej teorji przy zapłodnieniu spotykają się dwie komórki specyficznie wyosobnione: jedna z nich – jajko – składa się z wielkiej ilości protoplazmy i jądra, ale centrosom jego zatracił zdolność do pobudzenia jajka do podziału; druga zaś – plemnik – posiada jądro i energiczny centrosom, bez niedostateczną dla rozwoju zarodka ilość protoplazmy. Dopiero wzajemne uzupełnienie się obu tych komórek przy ich zespoleniu się (zapłodnieniu) wytwarza wszystkie warunki niezbędne dla rozwoju zarodka: protoplazmę dostarcza jajko, czynną archoplazmę z centrosomem – plemnik. Zespolenie się jąder uskuteczni się dla przelania cech rodzicielskich na twory potomne za pośrednictwem chromatyny – i to jest celem zapłodnienia. Istotę tego procesu stanowi spotkanie się czynnego centrosomu plemnika z protoplazmą i jądrem jajka i pobudzenie takowego do wytworzenia zarodka w drodze wielokrotnego podziału. Podział ten odbywa się w kierunku nakreślonym przez dziedziczność, siedliskiem której jest chromatyna jąder plemnika i jajka.

Dawniej, gdy nie znano istoty zapłodnienia, nie poruszano kwestyi ilości plemników, zapładniających jajko. Teraz wiemy, że po przeniknięciu pierwszego plemnika jaj-

ko szybko wydziela na swej powierzchni grubą błonę (rys. 17C), by się zabezpieczyć od wtargnięcia innych plemników. Jeżeli jednak na jajko podziałamy jakimś środkiem, ubezwładniającym protoplazmę (eter, chloroform), przyjmuje ono więcej plemników i błony żadnej nie wydziela (Hertwig). Zjawisko to nazywamy **polispermią patologiczną**.* W ostatnich czasach zaczęto opisywać **polispermią fizyologiczną**. W rzeczy samej do normalnych jajek niektórych ryb i gadów (a więc do jajek z ogromną ilością deutoplazmy) przy zapłodnieniu przenika naraz kilka plemników, lecz z nich jeden tylko zespala się z jądrem jajka, wszystkie zaś inne do tego ostatniego się nie zbliżają i zostają zasymilowane przez protoplazmę jajka. Widzimy stąd, że nawet przy polispermii jeden tylko plemnik przyjmuje czynny udział w zapłodnieniu, ten więc wyjątek pozorny stwierdza tylko ogólne prawidło.

Powstawanie płci u zarodka. Starano się drogą doświadczalną zbadać przyczyny powstawania płci u zarodków. Przy zastosowaniu wpływów termicznych i mechanicznych (np. większego lub mniejszego ciśnienia) — udało się u zarodków pewnych zwierząt wywołać jedną lub drugą płeć. Zależność jednak płci zarodka od warunków zewnętrznych jest o tyle różną u rozmaitych zwierząt, iż nie daje się ująć w jedno prawo, z którego

byśmy mogli wysnuć szersze wnioski.

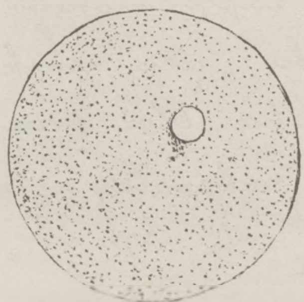
Dojrzewanie jajek. Oddawna już wiedziano o tem, że jajko zupełnie rozwinięte i posiadające nawet normalną wielkość i duże jądro z wybitnem jąderkiem (rys. 21) nie może być przez dojrzałe nasienie zapłodnionem dopóty, dopóki nie ulegnie pewnym zmianom, które noszą ogólne miano dojrzewania. Oto na czem one polegają. Jądro zbliża się stopniowo

Rys. 21.



Niedojrzałe jajko szkarłupni z wielkiem jądrem i jąderkiem.

Rys. 22.



Dojrzałe jajko szkarłupni, zawierające bardzo małe jądro.

ku obwodowi jajka i wytwarza tam kompletne wrzecionko (rys. 23 A), jeden z biegunów którego wchodzi do powstającego jednocześnie wyrostka pączkowatego protoplazmy (rys. 23 B); wyrostek ten z częścią jądra wkrótce się całkiem oddziela od jajka, tworząc niejako małą komóreczkę (rys. 23 C). Po pewnym czasie podobny proces powtarza się po raz drugi (rys. 23 D i E), poczem jądro wraca do stanu zwykłego (rys. 23 F). Jajko teraz jest już dojrzałe t.j. zdolne do zapłodnie-

nia (rys. 22). Oddzielające się przy dojrzewaniu jajka komóreczki nazwano **ciałkami kierunkowymi**, gdyż sądzono, że one wyznaczają kierunek osi przyszłego zarodka. Wkrótce jednak przekonano się o mylności tego zapatrywania. Powstała tedy nowa teorja dla wytłomaczenia powstawania ciałek kierunkowych. Zwolennicy jej sądzą, że jajko niedojrzałe, jak wszystkie wogóle komórki organizmu, zawiera w sobie pierwiastek tak żeński, jako też męski. Wychodzą oni z tego założenia, iż wszystkie komórki organizmu pochodzą od jajka zapłodnionego, przy zapłodnieniu zaś zespala się z sobą „iście żeński pierwiastek” jajka z „iście męskim” plemnika. Otóż przez wyrzucenie ciałek kierunkowych jajko pozbywałoby się męskiej składowej części, aby

Rys. 23.



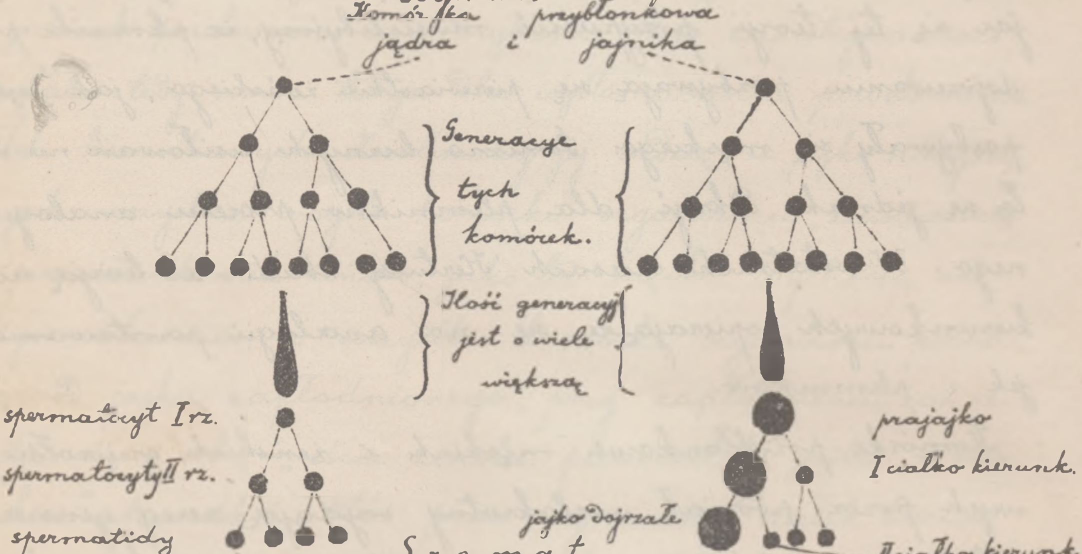
Tworzenie się ciałek kierunkowych w jajkach gwiazdy morskiej (Asterias glacialis). Na rysunkach przedstawiona jest część powierzchni jajka i kolejne stadja zbliżania się wrzecionowatego jądra (sp) ku obwodowi i oddzielania się ciałek kierunkowych: jednego (zk'), a następnie i drugiego (zk²); po oddzieleniu się ciałek kierunkowych pozostaje w jajku jądro dojrzałego jajka.

przyjąć teraz plemnik, nie nagromadzając przy tem w sobie nadmiernej ilości pierwiastku męskiego. Misterna ta teorja ostać się jednak nie mogła wobec krytyki. Trzymając się tej teorji przypuścić musielibyśmy, że plemniki przy dojrzewaniu pozbywają się pierwiastku żeńskiego, jak jajka pozbywały się męskiego. Pomimo licznych usiłowań nie udało się jednak odkryć dla plemników procesu analogicznego. W ostatnich czasach Hertwig zbudował teorją ciałek kierunkowych, opierającą się na analogii powstawania jajek i plemników.

Komórki przybłonkowe męskich i żeńskich gruczołów płciowych przez podział wielokrotny wydają szereg generacyj. Ostatnia z nich, nazwijmy ją generacyą komórek macierzystych, z której powstać mają jajka, względnie plemniki definitywne, przez czas dłuższy nie podlega dalszemu podziałowi, spoczywa. Po okresie spoczynku od każdej żeńskiej komórki macierzystej (prajajka) oddzielają się raz po razie dwie komóreczki małe, które, nie podlegając podziałowi dalszemu, zamierają. Są to znane nam ciałka kierunkowe. Na rysunku 24 proces ten przedstawiony jest szematycznie — męska komórka macierzysta, inaczej spermatocyt pierwszego rzędu, w celu wytworzenia plemników dzieli się na dwie równowartościowe komórki — spermatocyty drugiego rzędu —,

z których każda daje początek dwu spermatidom, przechodzącym po pewnych modyfikacyach w definitywne plemniki (rys. 24).

Rys. 24.



Szemat
spermatogenezy i owogenezy.

Porównując z sobą dwa obecne szematy rozwoju jajek i plemników, widzimy, że w trzech ostatnich generacyach przy rozwoju jajka i plemnika panuje zupełna analogia. Jeśli pomyślimy, że i pierwsze ciałko kierunkowe podzielić mogłoby się, tak samo jak jajko, również na dwie jeszcze komórki potomne, wówczas mielibyśmy w trzeciej generacyi tak samo jak u plemników, cztery komórki. Otóż u niektórych zwierząt pierwsze ciałko kierunkowe dzieli się istotnie, tak że mamy trzy ciałka kierunkowe — niejako jajka szczątkowe, które z własnym uszczerbkiem uposażyły w deutoplazmę

jajko definitywne, w interesie przyszłego zarodka skazując siebie na zamarcie (Hertwig).

Redukcya chromatyny w jajkach i plemnikach.

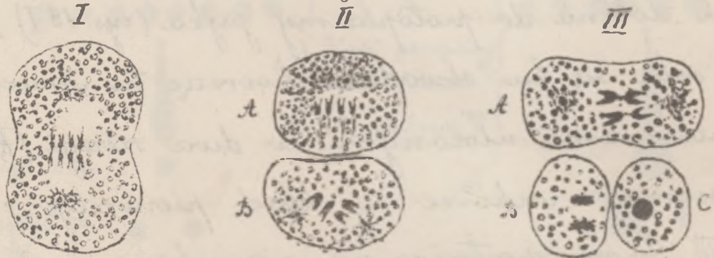
Z kwestją ciałek biegunowych ściśle się łączy niezmiernie ważna ze względu na dziedziczność kwestja redukcyi chromatyny w jajku dojrzałem. Przebieg redukcyi owej uwidacznia się w jajkach Ascaris megalocephala.

Gdy plemnik dotknie do protoplazmy jajka (rys. 19 I), jądro tego ostatniego cofa się ku obwodowi, tworząc tu wrzecionko z ośmiu chromosomami, ułożonymi w dwa szeregi (II): górny szereg chromosomów wchodzi w skład pierwszego ciałka kierunkowego (III). Teraz spostrzegamy zjawisko, nie stojące w związku z resztą karyokinezy: pozostałe w jajku cztery chromosomy nie rozszczepiają się podłużnie, lecz dwa z nich wprost opuszczają jajko, wchodząc w skład drugiego ciałka kierunkowego (IV), dwa zaś inne—pozostają w jajku. Biorąc na uwagę, że każda komórka Ascaris megalocephala posiada cztery chromosomy, widzimy, że drugie ciałko kierunkowe zredukowało w jajku tę ilość do połowy (do dwu). Podobny proces redukcyi chromatyny odbywa się w rozwijającym się plemniku. Przy podziale spermatocytu I rzędu (Asc. meg.) każdy spermatocyt II rzędu otrzymuje normalną ilość chromosomów, t. j. cztery (rys. 25 I i II), z nich zaś połowa tylko przechodzi do każdego ze spermatidów (III)

Jajko więc i plemnik Ascaris posiadają każde z osobna połowę normalnej ilości pętli chromatynowych, i dopiero w jajku zapłodnionem ilość chromosomów dochodzi znowu do normy czterech (rys. 19 V i VI).

Teraz dopiero staje się dla nas zrozumiałem, w jaki sposób natura utrzymuje w komórkach osobników pewnego

Rys. 25.



Schemat wyjaśniający redukcyą chromatyny w plemniku Ascaris megalocephala bivalens. I podział spermatocytu I rzędu. II A i B spermatocyty II rz. III A podział spermatocytu II rz., B i C spermatidy.

gatunku stałą ilość chromosomów (porównaj str. 30), co stanowi gwarancyą podobieństwa morfologicznego rodziców i tworów potomnych (dziedziczność) i co za tem idzie — zachowania gatunku (por. str. 51).

Rozumiejąc teraz treść wytwarzania się ciałek kierunkowych (redukcya chromatyny w jajku), a priori możemy powiedzieć, iż jajka zwierząt dzieworodnych albo zupełnie temu procesowi nie podlegają, albo też odpowiednio go modyfikują. Rzeczywistość stwierdza to przypuszczenie: jajka zwierząt dzieworodnych przeważnie wydzielają tylko

pierwsze ciałko kierunkowe, które, jak wiemy (str. 57), nie redukuje ilości chromosomów. Jeżeli zaś jajka w mowie będące tworzą także i drugie ciałko kierunkowe, to ono po pewnym czasie powraca znów do jajka, przyjmując na się niejako rolę plemnika (samozapłodnienie). W ten sposób jajko, które, wydzielając drugie ciałko kierunkowe, pozbawiło się połowy chromosomów znów je w tej samej postaci z powrotem otrzymuje.

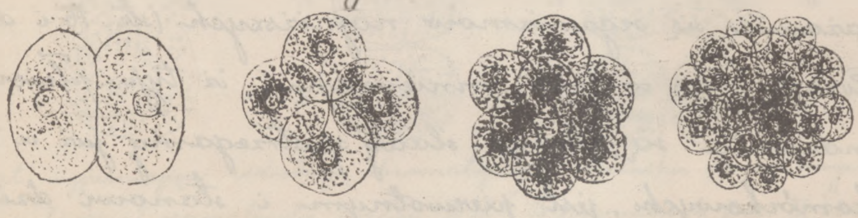
Te fakty w związku z tem, cośmy przedtem powiedzieli o rozmnażaniu się organizmów najniższych (str. 16 i dalsze), utwierdzają nas w tem mniemaniu, iż typ płciowego rozmnażania się, którego ślady spostrzegamy już u tworów jednokomórkowych, jest pierwotnym i stanowi dziś ogólne prawidło. Typ ten udoskonalił się w wyższych wielokomórkowych tworach, pozorne zaś wyjątki, jak np. dziewo-rództwo, są zjawiskiem wtórnem, zboczeniem tylko od typu płciowego rozmnażania się, albo raczej jego modyfikacyą.

Podział jajka (bruzdowanie, segmentacya). Z zapłodnionego jajka zaczyna się rozwijać zarodek. Rozwój początkowy polega na wytworzeniu się całego stosu komórek drogą wielokrotnego podziału jajka. Pierwiastkiem czynnym przy podziale komórki jest, jak już wspominaliśmy (str. 40), archoplazma, bierna zaś deutoplazma stanowi balast, hamujący czynność archoplazmy. Zależnie od tego, czy te dwa składniki są rozmieszczone

równomiernie w całem jajku, czy też nie, modyfikuje się cały przebieg jego podziału, względnie przebieg rozwoju zarodka.

Podział całkowity i równomierny. Jeżeli archo i deutoplazma są rozmieszczone równomiernie w całem jajku i po zapłodnieniu tegoż jądro leży w jego środku, to podział odbywa się **typowo**: jądro rozpada się na chromosomy, gwiazda macierzysta wytwarza się w równiku komórki, do biegunów zaś jej cofają się dwa centrosomy; w stadjum gwiazd

Rys. 26.



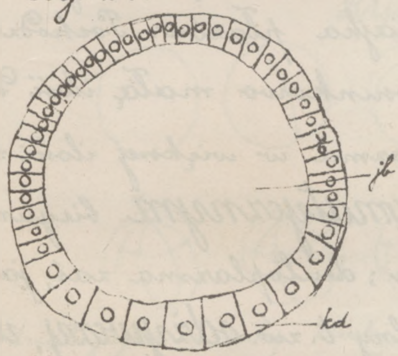
Rozmaite stadja podziału jajka.

potomnych powstaje przewężenie w równiku ciała komórkowego: komórka macierzysta (względnie jajko) dzieli się na dwie zupełnie równe potomne. Początkowo są one spłaszczone w miejscu zetknięcia się (rys. 26 I), lecz wkrótce przybierają kształt kulisty. Każda z nowopowstałych komórek podlega zupełnie takiemu samemu podziałowi: z dwóch więc otrzymujemy cztery, z czterech ośm i t. d. równych komórek (rys. 26 II, III, IV). Podział taki nazywamy **całkowitym** (dzieli się całe jajko) i **równomiernym** (każda komórka dzieli się na dwie zupełnie równe). Ponieważ jajko podczas podzia-

tu otoczone jest dość mocną błoną (zona pellucida), więc już po drugim podziale (stadjum komórek czterech) komórki zaczynają osuwać się względem siebie, tworząc kulisty stos (ibid. IV); pobruzdowana powierzchnia nadaje mu wygląd owocu maliny lub morwy, dlatego też to stadjum zarodka nazwano **morula**

Podział jajka, cechujący się powstawaniem bruzd, otrzymał miano **bruzdowania** (segmentacya).

Rys. 27.



Blastula Amphioxus lanceolatus.
jb — jama blastuli
kd — komórki posiadające większą ilość deutoplazmy.

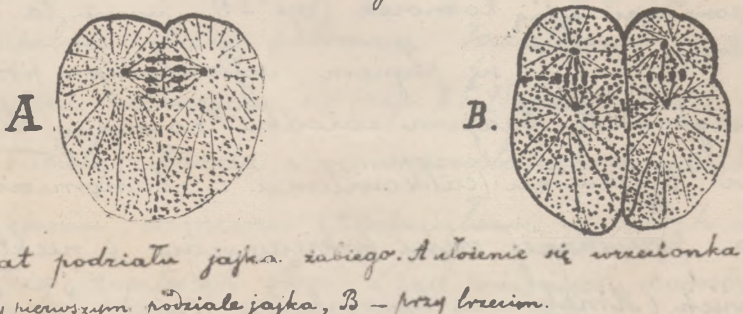
Typowa morula na przekroju ma kształt koła, całkowicie wypełnionego przekrojami komórek, a więc jamy w środku nie posiada. Po pewnym czasie komórki jej coraz bardziej odsuwają się ku obwodowi, przez co w środku moruli tworzy się jama, otoczona kilku, najczęściej zaś jedną warstwą komórek (rys. 27). Jama ta wypełnia się płynem, wydzielonym przez komórki. To pęcherzykowate stadjum zarodka zowiemy blastulą.

Podziałowi typowemu (całkowitemu i równomiernemu) podlegają jajka przeważnej części bezkręgowców i niektórych zwierząt kręgowych (Amphioxus lanceolatus, ssące). Zresztą co do tych drugich musimy zrobić zastrzeżenie. U Amphioxus pierwsze cztery komórki powstają zupełnie typowo, lecz w stadjum komórek ośmiu cztery są już nieco większe od innych

czterech. Jakkolwiek różnica wielkości komórek utrzymuje się i w dalszych stadjach, jest ona tak nieznaczna, że żadnych prawie modyfikacyj w stadjach rozwojowych nie sprowadza, co upoważnia nas do uważania podziału jajka Amphioxus za równomierny. Podział jajek ssących odbywa się jeszcze prawidłowiej, niż u Amphioxus.

Podział całkowity nierównomierny. Z jajek innych kręgowców (ryby, płazy, gady, ptaki) najbardziej zbliżają się do typu poprzedniego jajka płazów. Pochodzi to stąd że posiadają one stosunkowo małą ilość deutoplazmy. W jajku płazów archoplazma w większej ilości zbiera się na górnym t. z **archoplazmatycznym** biegunie, zabarwionym czarnym pigmentem; deutoplazma zaś, jako cięższa gatunkowo, opada na dolny t. zw. **odżywczy, wegetatywny** biegun, posiadający żółtą barwę. Przy pierwszym i drugim podziale jajka wrzecionko achromatynowe układa się **poziomo**, ale bliżej bieguna archoplazmatycznego (rys. 28), płaszczyzny zaś podziału przechodzą przez oba bieguny (meridionalnie)

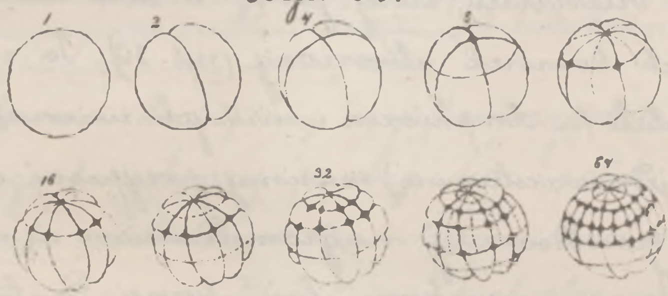
Rys. 28.



Szemat podziału jajka żabiego. A układanie się wrzecionka achromatynowego przy pierwszym podziale jajka, B – przy trzecim.

i prostopadle do siebie. W rezultacie więc pierwszych dwóch podziałów otrzymujemy cztery równe komórki, stykające się z sobą spłaszczonymi bokami (rys. 29). Przy podziale trzecim wrzecionko w każdej z tych czterech komórek układa się pionowo, ale znów bliżej bieguna archoplazmatycznego, wskutek czego oś podziału zmienia swój kierunek z pionowego na poziomy, i przy tem płaszczyzna podziału przechodzi powyżej równika komórkowego (rys. 28 B). Pochodzi to stąd, że przy rozmnażaniu

Rys. 29.



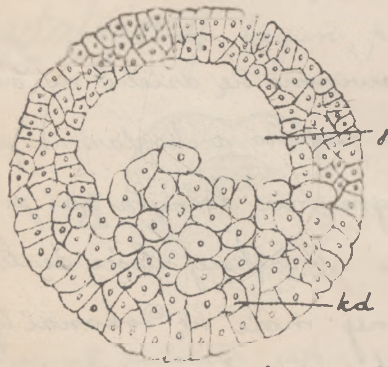
Podział jajka u żaby. Liczby, umieszczone nad figurami, oznaczają ilość komórek odpowiedniego stadjum.

się komórki archoplazma jej zawsze powinna się dzielić na dwie równe części; ponieważ zaś w jajkach płazów archoplazma jest skoncentrowaną głównie na biegunie górnym, na dolnym zaś jest rozrzuconą wśród nagromadzonej tam w większej ilości deutoplazmy, więc równy podział plazmy czynnej może się dokonać tylko w tym razie, jeżeli komórki dolne będą większymi od górnych, jeżeli płaszczyzna podziału przejdzie powyżej równika (rys. 29, 8).

Na stadjum więc komórek ośmiu podział jajek staje się wybitnie **nierównomiernym** (pozostaje jednak **całkowitym**).

Ponieważ górne komórki (mniejsze) nie są przeciążone deutoplazmą, dzielą się o wiele prędzej od dolnych, otrzymamy więc na biegunie archoplazmatycznym o wiele więcej komórek (mniejszych), niż na biegunie wegetatywnym, co dobitnie wykazuje szemat na rysunku 29 przedstawiony (16, 32, 64), otrzymamy morulę, złożoną z nierównych komórek. Przy dalszym podziale górne mniejsze komórki układają się w 2-3 szeregów i odsuwają się od dolnych większych. Stąd powstaje blastula, której jamę z dołu zacieśnia stos z większych komórek utworzony (rys. 30). To zboczenie od typowej blastuli (u Amphioxus i niższych zwierząt cała blastula jest jednowarstwową) musimy przypisać ociężałości komórek, spowodowanej nagromadzeniem się w nich większej ilości biernej deutoplazmy.

Rys. 30.



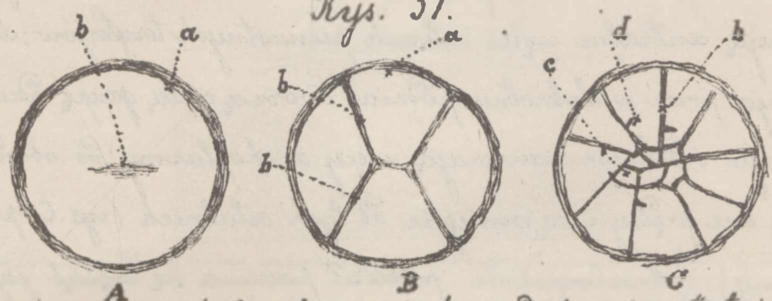
Blastula trytona. jb - jama blastuli. kd - komórki, posiadające większą ilość deutoplazmy.

Podział niecałkowity i nierównomierny (tarczowy).

W jajkach gadów i ptaków nagromadza się tak wielka ilość deutoplazmy, że archoplazma przy podziale nie jest w stanie pokonać bierności oporu jej, przez co podział jajka staje się nietylko nierównomiernym, jak to było u płazów, lecz i niecałkowitym, to znaczy, iż się dzieli tylko ta część jajka, w której

głównie skoncentrowaną jest plazma czynna (archoplazma). Ta ostatnia w jajkach gadów i ptaków skupia się właściwie tylko na jednym z biegunów (górnym) w postaci tarczy, np. w

Rys. 31.



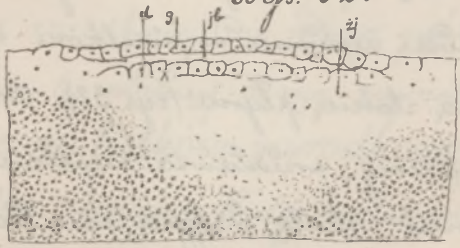
Powierzchnia tarczy archoplazmatycznej jajka kurzego, dzielącej się na terytorja komórkowe. a — miejsce przejścia tarczy zarodkowej w deutoplazmę; b — bruzdy dzielące tarczę na działki; c — mały środkowy; d — duży obwodowy działek.

jajku kurzem (str. 27). Gdy się jajko przygotuje do podziału, z jądra drogą karyokinezy powstaje dwa; potem zaczyna się dzielić plazma rozrodcza, co się uwidacznia w postaci bruzdy, przechodzącej przez środek tarczy archoplazmatycznej. Bruzda owa dochodzi tylko do żółtka odżywczego, kolosalnej bierności którego archoplazma pokonać już nie może; cała deutoplazma pozostaje niepodzieloną, jednolitą (podział niecałkowity rys. 31 A). Jajko posiada obecnie dwa jądra, lecz nie przedstawia na razie dwu odosobnionych komórek. Teraz oba jądra znów się dzielą, na tarczy archoplazmatycznej zjawia się druga bruzda, przecinająca pierwszą pod kątem mniej więcej prostym i, jak pierwsza, ślepo kończąca się na granicy żółtka odżywczego (rys. B). W ten sposób tarcza podzieloną zostaje na cztery kwadranty, — terytorja komór-

kowe; nie nazywamy tych ostatnich komórkami, gdyż nie posiadają one granic określonych przy przejściu w deutoplazmę z boków i z dołu; tkwią one niejako w deutoplazmie. Przy dalszym podziale nowopowstające bruzdy odcinają centralne części czterech pierwotnych terytorjów; dalej wszystkie terytorja przez wielokrotny podział tworzą całą grupę odcinków. Ponieważ terytorja środkowe zawierają więcej archoplazmy od obwodowych, dzielą się one prędzej i są mniejsze od tych ostatnich (rys. C podział nierównomierny). Analogicznie podział posuwa się wgłąb jajka (właściwie tarczy archoplazmatycznej s. zarodkowej). Każde terytorjum komórkowe podzielone zostaje płaszczyzną poziomą na dwie części: górną i dolną. Pierwsza przedstawia już komórkę zupełną, wyraźnie ograniczoną ze wszystkich stron (odpowiada ona jednej z górnych, mniejszych komórek moruli Amphioxusa lub płazów), druga z dołu przechodzi bezpośrednio w deutoplazmę, tkwi w niej (odpowiada ona jednej z dolnych, większych komórek Amphioxus'a lub żaby). Na przekroju pionowym jajka teraz przedstawi się nam obraz następujący: ku górze zarysowuje się szereg wyraźnie ograniczonych komórek, ku dołowi zaś nagromadzoną jest kolosalna ilość deutoplazmy, w której tkwi szereg niezupełnie jeszcze wyodrębnionych komórek (nie posiadają one jeszcze dolnej granicy – rys. 32). Gdy w tych ostatnich wrzecionka achromatynowe ułożą się pionowo (a więc płaszczyzna podziału poziomo) zostaną one podzielone na górne komórki zupełne, ograniczone ze wszystkich stron, i dolne,

nieoddzielone z dołu od żółtka odżywczego, tkwiące w tem ostatniem. Te niezupełne komórki wciąż asymilują deutoplazmę, przetwarzając ją w archoplazmę. Dzięki temu procesowi podział stale posuwa

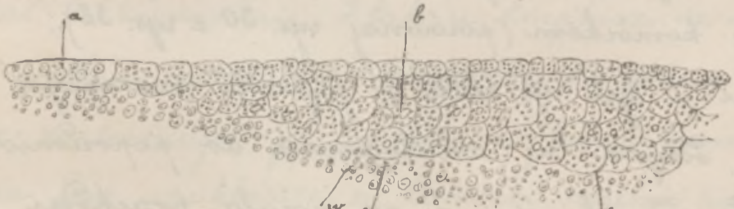
Rys. 32.



Przekrój tarczy zarodkowej świeżo zniesionego jaja kurzego; jb – jama blastuli; żj – żółtko jasne; d – warstwa dolna; g – górna warstwa komórek, ograniczających jamę blastuli.

się wgłąb jajka. Koniec końców w jajku kury (ptaków wogóle i gadów) wytworzy się **morula** w postaci kilkowarstwowej **tarczy**, pływającej na masie niepodzielnej deutoplazmy (stąd na-

Rys. 33.



Przekrój poprzeczny tarczy zarodkowej jajka kurego w późniejszem stadjum bruzdowania.

a – obwodowe; b – głębokie dwie komórki, posiadające dużo deutoplazmy; e – granica między komórkami a kulą żółtkową; w – żółtko odżywcze.

zwa samego podziału **tarczowy**, discoidalis rys. 33).
Już na bardzo wczesnem stadjum górna warstwa komórek tarczy zarodkowej odsuwa się od warstwy komórek, tkwiących w deutoplazmie, przez co tworzy się jama, i morula przekształca

dzi w blastulę.

Dość mocna niepodatna błona jajowa nie pozwala na dostateczne rozsunięcie się dwu wymienionych warstw, przez co jama blastuli dochodzi zaledwie do wielkości małej szczeliny, wypełnionej niewielką ilością płynu (rys. 32). Blastula kury (ptaków, gadów), jak widzimy, przedstawia zupełnie te same zboczenia (na większą jednak skalę) od typu, co i blastula żaby. Stanie się to dla nas zupełnie jasnem, jeżeli uprzytomnimy sobie, że niepodzielona deutoplazma i tkwiące w niej komórki jajka kurzego odpowiadają konglomeratowi komórek większych na biegunie wegetatywnym blastuli żaby (płazów), górna zaś warstwa wyodrębnionych komórek — mniejszym archoplazmatycznym komórkom (porównaj rys. 30 z rys. 32).

Podział u tych ryb, które w jajkach posiadają dużo deutoplazmy, odbywa się analogicznie do poprzednio omówionego z tą jednak różnicą, że morula przechodzi w blastulę wtedy dopiero, gdy tarcz zarodkowa składa się już z kilku warstw zupełnych komórek (u ptaków to się dzieje na stadjum jednej warstwy zupełnych komórek i jednej niezupełnych, tkwiących w deutoplazmie — rys. 32), jama blastuli przeto ograniczoną będzie z góry kilku warstwami (zupełnych komórek), z dołu zaś warstwą komórek niewyodrębnionych i masą deutoplazmy, w której często spotykamy swobodne jądra.

Jak wiemy, u ryb, posiadających w jajkach dużo deutoplaz-

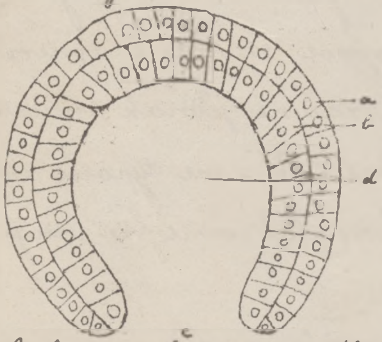
my, istnieje polispermia (str. 52). Otóż plemniki, nie przyjmujące w zapłodnieniu udziału czynnego, stają się ogniskami przetwarzania deutoplazmy w archoplazmę i z czasem zanikają zupełnie. Nie dopełniają one przeto sobą tarczy zarodkowej, nie oddają jajku swojej archoplazmy, lecz przysparzają mu tej ostatniej drogą asymilacyi jego własnej deutoplazmy.

Tworzenie się listków zarodkowych. Gastrulacja. Jak poprzednie, tak i późniejsze stadja rozwojowe rozmaite zwierzęta przechodzą z różnymi modyfikacyami; zawsze jednak w rozwoju embryonalnym wykazać się dają jedne i te same typowe zmiany, mniej lub więcej zatarte przez większe lub mniejsze nagromadzenie się deutoplazmy w jajku.

Po stadjum blastuli komórki zarodka zaczynają się już wyosabniać funkcyonalnie. I tak u Amphioxus'a większe komórki w zwartym szeregu wpuklają się do jamy blastuli i stopniowo zacieśniają jej światło; w końcu jama zupełnie się zaciera, gdyż wpuklające się komórki szczelnie przylegają do komórek, pozostających nazewnątrz (rys. 34). Na tem stadjum należy zwrócić uwagę na trzy ważne zjawiska: 1). jama blastuli zupełnie zanikła; 2). pewna część komórek przez wpuklenie się dostała się zzewnątrz do wnętrza zarodka; 3). wytworzyła się nowa jama, otoczona dwoma przylegającymi do siebie warstwami komórek, dwoma, jak mówią powszechnie, **listkami zarodkowymi**: wewnętrznym — **entodermą**, która się tworzy z wpuklających się do jamy blastuli komórek, i zewnętrznym — **ekto-**

dermą. W skład entodermy wchodzą większe, zawierające dużo deutoplazmy komórki (rys. 34). Dwuwarstwowy zarodek Amphioxus'a rozdziera otaczające go błony i wypływa do wody, w której pędzi życie samodzielne: entoderma spełnia wszystkie funkcye odżywcze, ektoderma przyjmuje rolę organu ruchu (migawki), systemu nerwowego i narządu ochronnego dla organizmu. Mamy więc tutaj do czynienia z typową gastrulą (porównaj str. 22). Ponieważ nowopowstała jama gastruli, funkcyonująca na razie jako organ trawienia, zamieni się w przyszłości w przewód pokarmowy, nazwano ją prajelitem (archenteron); prowadzący zzewnątrz do tego ostatniego otwór – pragęba (prostoma, blastoporus) – otoczony jest t. zw. wargami, które przedstawiają miejsce przejścia ektodermy w entodermę. Pragęba początkowo jest bardzo szeroką, z czasem się jednak zacieśnia przez zbliżenie się do siebie warg.

Rys. 34.



Gastrula Amphioxus lanceolatus. a – ektoderma; b – entoderma; c – pragęba; d – prajelito.

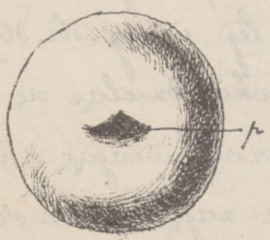
Przy dalszym rozwoju gastrula Amphioxus'a wydłuża się, przez co zarodek przyjmuje kształt wałkowaty. Prostoma przy tem zwraca się ku tyłowi (na jej miejscu w przyszłości utworzy się, jak potem poznamy, samodzielnie, niezależnie od niej otwór odchodowy). Teraz w zarodku odróżnia-

my już tył (tam gdzie się znajduje pragęba), przód (przyszła głowa), wypukłą nieco stronę brzuszną i spłaszczoną - grzbietną (Analogiczne części uwydatnią się na odpowiedniem stadjum i u zarodków wszystkich innych zwierząt).

Przebieg gastrulacyi (tworzenia się gastruli) u płazów jest nieco odmienny. Po bruzdowaniu, jak wiemy, np. z jajka żaby powstaje grupa drobnych, pigment zawierających komórek, umieszczonych nad jamą blastuli i o wiele większy stos dużych jasnych komórek, stanowiących dno tej jamy (str. 30). Dalszy rozwój polega na tem, że drobne komórki, dzieląc się prędko, obrastają większe ze wszystkich stron, pozostawiając na biegunie wegetatywnym tylko małe pole, nie zajęte przez siebie, co odróżnić możemy po kolorze (pole to pozostaje jasnem, żółtawem). Teraz biegun odżywczy zarodka skierowuje się ku tyłowi i w miejscu, nie obrośniętem przez pigment zawierające komórki, tworzy się blastoporus (pragęba, prostoma): jasne komórki wpuklają się do jamy blastuli, tworząc entodermę i wązką na razie szczelinę - prajelito (rys. 35, 36). Dzięki ciągłemu przyrostowi komórek pigment zawierających, komórki jasne całkiem zostają wsunięte do jamy blastuli, kosztem której (jamy) światło prajelita znacznie się powiększa; na stronie grzbietnej zarodka komórki tworzą dwie warstwy (jednowarstwowa ekto i entoderma); na brzusznej w entodermie znajduje się zwykle wiele warstw

komórek, posiadających dużo deutoplazmy (jasnych). Dlatego też wargi pragęby gastruli płazów są nierówne: dolna grubsza, górna cieńsza. Sam blastoporus zacieśnia się bardzo przez kilka komórek, które tworzą t. zw. czopek nie odgrywający zresztą żadnej roli szczególnej w dalszym rozwoju zarodka (rys. 37). Gastrula płazów, jak widzimy, tem tylko różni się

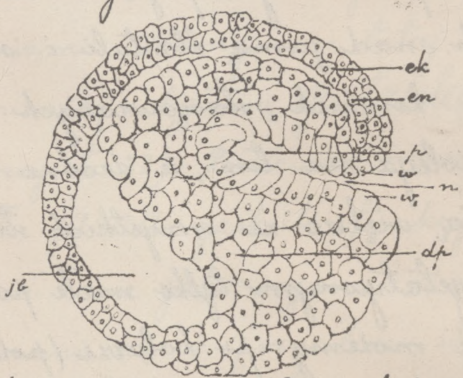
Rys. 35.



Zarodek trytona w stadjum gastrulacyi widziany zewnątrz.

p — pragęba

Rys. 36.



Przekrój zarodka trytona w stadjum gastrulacyi (początek). ek — ektoderma; en — entoderma; p — zaczątek prajelita; jb — jama blastuli; n — pragęba; dp — komórki duże entodermy; w, w_1 — dolna i górna warga pragęby.

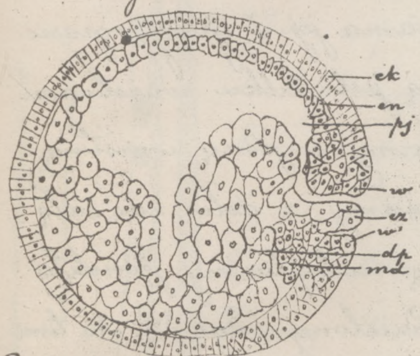
od gastruli Amphioxus'a, iż na stronie brzusznej w entodermie posiada kilka warstw większych komórek, obfitujących w deutoplazmę. Zresztą analogia jest zupełna.

Trudniej jest jej się dopatrzeć u ptaków, gadów i tych ryb, które posiadają w jajkach większą ilość deutoplazmy. Dopiero w ostatnich czasach francuski uczony Duval wykazał, iż gastrula ptaków zasadniczo jest analogiczną do gastruli typowej.

Na stadjum blastuli w tarczy zarodkowej jajka kurzego

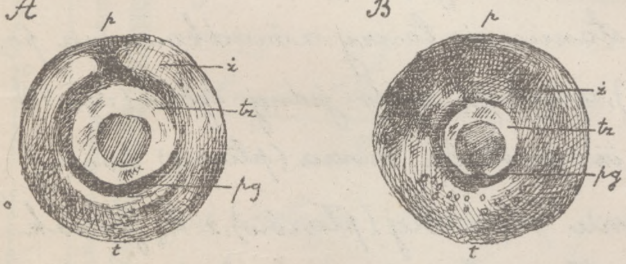
mieliśmy jednę warstwę zupełnych komórek, oddzieloną jamą (właściwie szczeliną) od warstwy komórek, tkwiących w deutoplazmie. Obie te warstwy na obwodzie tarczy bezpośrednio przechodziły w deutoplazmę (patrz str. 67 rys. 33). Powierzchnia całego jajka jest tak wielką, że komórki tarczy nie mogą w krótkim czasie obrosnąć całego żółtka odżywczego (deutoplazmy). Rozrost tarczy zarodkowej na pewnem stadjum zatrzymuje się; w jej tylnym końcu zjawia się zagłębienie w postaci bruzdy sierpowatej (rys. 38 A). Z przodu bruzda ta jest ograniczoną zupełnymi komórkami tarczy; tylną jej granicę tworzą komórki, tkwiące w deutoplazmie. Bruzda w mowie będąca jest to prągęba, ograniczające zaś ją komórki tworzą jej tylną i przednią wargę.

Rys. 37.



Przekrój podłużny zarodka trytona po skończonej gastrulacyi.
ek – ektoderma; en – entoderma; pj. – prajelito; dp – duże komórki entodermy, obfitujące w deutoplazmę; cz – czopek; w i w' – dolna i górna warga prągęby; md – zaczątek mesodermy.

Rys. 38

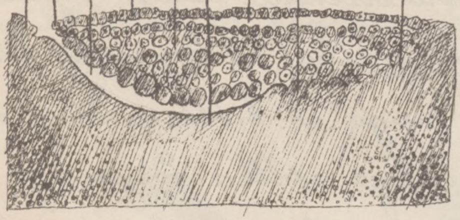


Tarcze zarodkowe kurczęcia widziane zgóry. A – przed wysiadywaniem; B – w pierwszej godzinie wysiadywania.
ż – żółtko (deutoplazma); tz – tarcz zarodkowa; pg – prągęba.

Komórki wargi przedniej szybko się rozmnażają i wędrują pod tarcz zarodkową ku przodowi, przez co jama blastuli zacieśnia się, jama zaś gastruli pogłębia się i powiększa.

Na początkowem stadjum gastruli jama jej z góry ograniczoną jest kilku warstwami entodermy i jedną warstwą ektodermy, z dołu zaś całą masą deutoplazmy jednolitej niepodzielonej. (Rys. 39). Na tem stadjum jeszcze jest widoczną jama blastuli. Nieco później ta ostatnia zanika zupełnie, komórki entodermalne układają się w 2-3 warstw, które z czasem, dzięki rozrastaniu się tarczy zarodkowej (na powierzchni kuli żółtkowej), redukują się do jednej tylko (rys. 40).

Rys. 39.



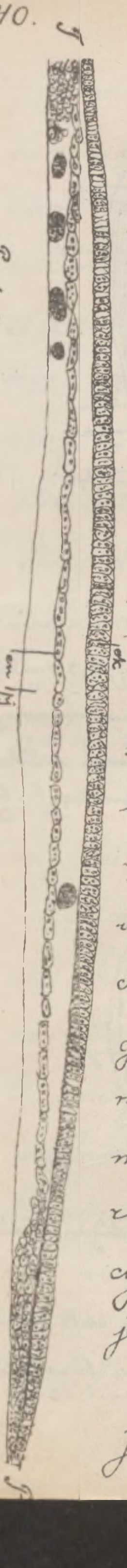
Przekrój podłużny tarczy zarodkowej ptaka (jajko niezapłodnione).

ek – ektoderma; en – entoderma; żj – żółtko jasne; kt – komórki, tkwiące w żółtku; pj – prajelito; wp – warga przednia; wt – warga tylna pragęby; jb – zanikająca jama blastuli.

Widzimy z tego opisu, iż gastrula kurza (ptasia) tworzy się w zasadzie analogicznie[x)] do żabiej (płazów), z tą jednak różnicą, że u ptaków dla utworzenia entodermy tworzą się wciąż nowe komórki (przez wyodrębnianie się komórek, tkwiących w deutoplazmie), które u żaby zawczasu (już na

x) Dla lepszego uprzytomnienia tej analogii przypominamy, że na deutoplazmę jajka kurzego patrzeć należy, jak na konglomerat komórek w deutoplazmę obfitujących (np. w blastuli żaby), które jednak zupełnie się nie wyosobniły.

Rys. 40.



Przekrój poprzeczny tarczy zarodkowej kurczęcia po jednogodzinnem wysiadywaniu. ek-ektoderma; en-entoderma; pj-prajelito; P-przedni, T-tylny koniec tarczy.

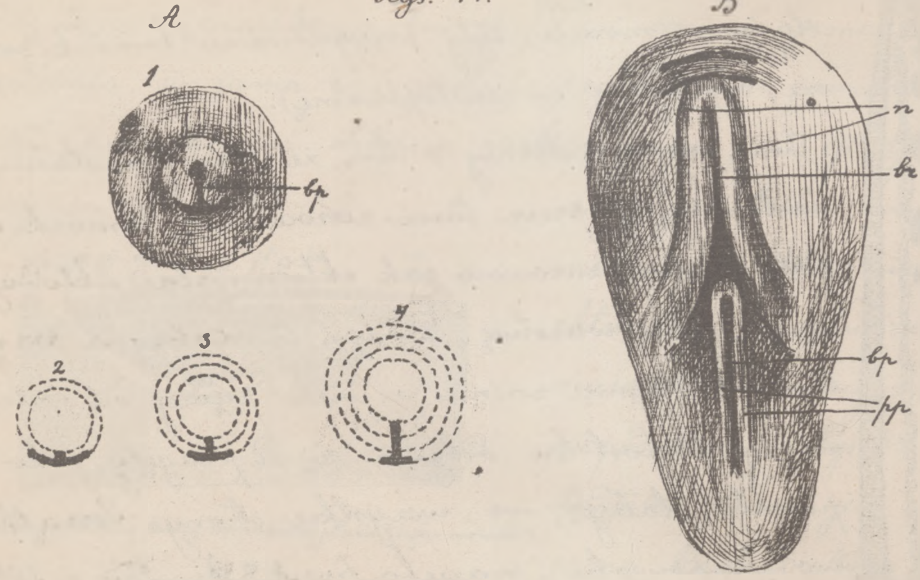
stadjum moruli) były przygotowane (komórki większe, obfitujące w deutoplazmę).

Już wspomnieliśmy o tem, że przy obrastaniu deutoplazmy przez tarcz zarodkową komórki entodermalne (zarówno jak ektodermalne) układają się w jednę warstwę. Dodać tu należy, iż przy tem ektoderma rośnie o wiele prędzej od entodermy. Wzrost ten odbywa się od prągeby, jako punktu stałego, we wszystkie strony. Początkowo sierpowata prągeba (rys. A i B 38) zostaje działaniem rozrastających się listków zarodkowych ujęta¹, przez co przybiera kształt podłużnej bruzdy, którą nazwano <u>bruzdą pierwotną (Primitivrinne)</u>, a jej zacieśnione wargi <u>prążkami pierwotnymi (Primitivstreifen)</u> (rys 41 A i B). Jakkolwiek z czasem cała deutoplazma jajka kurzego (ptasiego) zostaje obrośniętą przez tarcz zarodkową, jednak tylko mała część (górna) tej ostatniej przyjmuje czynny udział w zbudowaniu ciała zarodka. Reszta tarczy tworzy pęcherzyk, obejmujący kulę żółtkową (deutoplazmę), skąd pochodzi jego nazwa <u>pęcherzyk żółtkowy</u>.

Pierwsze stadja rozwoju zwierząt ssących.

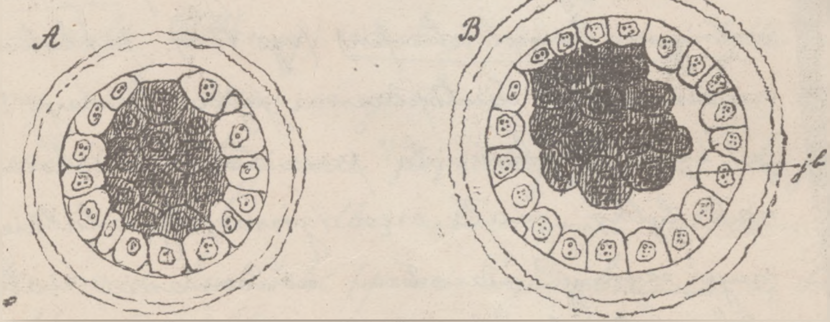
Jajko ssaków zapłodnione zostaje w ampulli,

Rys. 41.



A. 1. Tarcz zarodkowa kurczęcia z bruzdą pierwotną bp – (widziana zgóry); 2, 3, 4 – koła kropkowane oznaczają kontury rozrastającej się tarczy zarodkowej; czarne zaś linie oznaczają bruzdę pierwotną w kolejnych stadjach rozwoju. B. Area pellucida 18-godzinnego zarodka kurczęcia (widziana zgóry). n – fałdy rdzenne; bp – bruzda pierwotna; pp – prążki pierwotne; br – bruzda rdzenna.

Rys. 42.



Przekrój optyczny jajka królika w dwu bezpośrednio po sobie następujących stadjach bruzdowania.

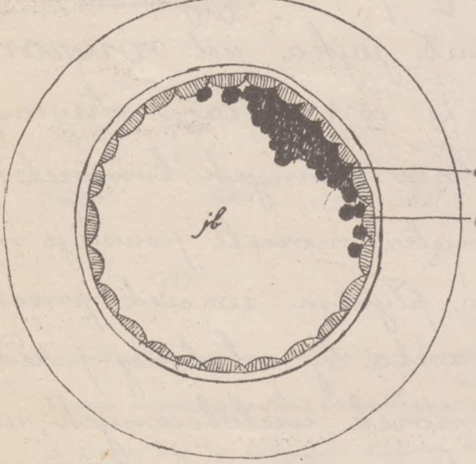
A – stadjum moruli, B – stadjum blastuli.

Z komórek ciemnych (kreskowanych na rysunku) powstanie ekto i entoderma. Jasne komórki tworzą t. z. warstwę Raubera; jb – jama blastuli.

poczem ruch migawek przybłonka jajowodu przesuwa je do macicy. Leżąc tutaj na razie zupełnie swobodnie, przechodzi ono pierwsze stadja rozwoju, będąc otoczone dwiema błonami: jedną posiadało ono już w jajniku – zona pellucida, – drugą wytworzyła się dopiero w jajowodzie – błona galaretowata. Podział jajka jest równomierny i całkowity, tak że w rezultacie otrzymujemy morulę, złożoną z zupełnie równych komórek (rys. 42 A). Przy dalszym rozwoju wewnątrz moruli powstaje mała wązka jama, wypełniona płynem: zarodek przechodzi w stadjum blastuli. Ścianka tej ostatniej przedstawia jedną warstwę jasnych komórek wielobocznych; na jednym biegunie zarodka do jego jamy zwiesza się większy stos komórek (rys. 42 B). Dawniej uważano stożek ów za entodermę, otaczającą zaś go warstwę komórek jasnych za ektodermę i dlatego przypuszczano, że zarodki ssaków ze stadjum moruli przechodzą wprost w stadjum gastruli omijając blastulę. Nowsze jednak badania wykazały mylność tej hipotezy. Obecnie wiadomem jest, że ów stos komórek przy dalszym rozwoju zarodka rozpościera się na większej przestrzeni, obrastając niejako jamę blastuli i układając się dokoła niej. Jednocześnie komórki obwodowe spłaszczają się (rys. 43); pod nimi wy-

różniają się w dalszym ciągu dwie typowe warstwy: 1) pierwsza (idąc od obwodu ku środkowi zarodka) składa się z komórek wysokich, prawie cylindrycznych, 2) druga - z okrągłych. W miarę obrastania jamy zarodka przez te dwie warstwy komórki jasne coraz bardziej się spłaszczają i wreszcie zanikają zupełnie, nie przyjmując udziału w budowie ciała zarodka. Ten ostatni tworzy się z warstwy komórek cylindrycznych i okrągłych. Z pierwszej — powstają wszystkie organy, które u innych zwierząt powstawały z ektodermy, z drugiej zaś te, które powstawały z entodermy.

Rys. 43.



Jajko królika w 70-90 godzin po zapłodnieniu. a - komórki, z których się rozwija ekto- i entoderma; b - warstwa Raubera; jb — jama blastuli.

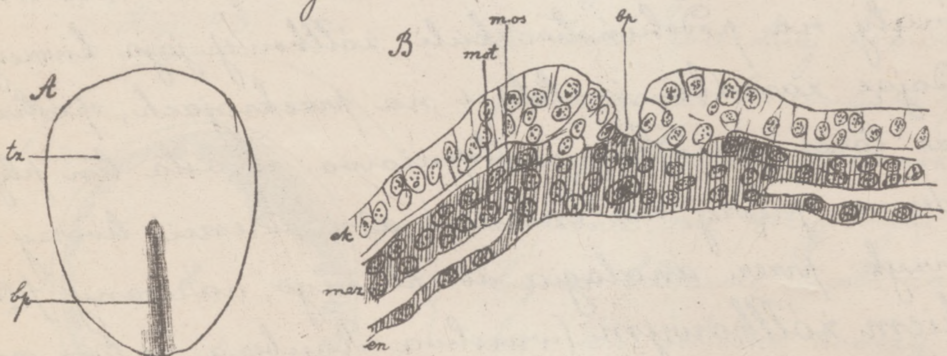
Ponieważ komórki zewnętrzne płaskie zanikają, nie uwzględniamy ich zupełnie przy rozwoju. Warstwę, przez nie utworzoną, nazywamy **warstwą Raubera** (od imienia uczonego, który ją pierwszy dokładnie opisał), miano zaś **listków zarodkowych** stosujemy tylko do **warstwy komórek cylindrycznych** (ektoderma) i **warstwy komórek okrągłych** (entoderma). Tworzenie się tych dwóch listków ujawnia się na powierzchni zarod-

ka w postaci białawej owalnej tarczy zarodkowej. Ta ostatnia spoczywa na płynie, który wypełnia jamę zarodka i jest zamknięty, jak w pęcherzu, w warstwie Raubera (zanim przez tarcz zarodkową nie zostanie obrośnięty na podobieństwo kuli żółtkowej jaja kurzego). Oglądając zarodka in toto i na przekrojach, spostrzeżemy, że tarcz zarodkowa stopniowo obrasta ten płyn (ektoderma prędzej, niż entoderma) i wreszcie tworzy dlań pęcherzyk, przez analogią do ptasiego, nazwany pęcherzykiem żółtkowym (warstwa Rauber'a w tym czasie już zanikła). Na tem stadjum zarodki zwierząt ssących zupełnie odpowiadają gastruli ptaków, z tą jednak różnicą, że tu już cała jama zarodka została obrośniętą przez listki zarodkowe, przez co się wytworzył całkowicie pęcherzyk żółtkowy.

U zwierząt ssących treść pęcherza żółtkowego pochodzi zzewnątrz, nagromadza się przy późniejszym już rozwoju, przesiąkając do wnętrza zarodka początkowo z jajowodu a potem z macicy, u ptaków zaś jest ona złożona już w samym jajku (deutoplazma). Płynna zawartość jamy zarodka ssaków jest o wiele rzadszą (przynajmniej na początku), bardziej podatną, niż żółtko ptasie, dlatego też tarcz zarodkowa u tych ostatnich wolniej obrasta jajko, napotykając na znacz-

ny opór ze strony żółtka, tak że u ssaków o wiele prędzej tworzy się pęcherz żółtkowy, niż u ptaków (o czem zresztą już napomknęliśmy).

Rys. 44.



A. Część tarczy zarodkowej królika ośmiodniowego (widziana zgóry)
tz – zarodek królika; bp – bruzda pierwotna.

B. Przekrój poprzeczny zarodka królika, zrobiony przez bruzdę pierwotną (pragębę); ek, en, mez — ekto-, ento-, mesoderma; m.os, m.ot – mezoderma osiowa i otrzewna; bp – bruzda pierwotna.

Jeżeli dopiero co opisane stadjum rozwoju zwierząt ssących jest w rzeczywistości gastrulą, powinno ono posiadać pragębę, prowadzącą do jamy zarodka – prajelita – jak obecnie, pęcherzyka żółtkowego. Otóż otworu, odpowiadającego pragębie zarodków innych zwierząt, u ssaków do dziś dnia nie udało się wykazać, w ostatnich atoli latach zauważono, że w tylnej części tarczy zarodkowej ssących powstaje zgrubienie (z bruzdą pierwotną na powierzchni), wzdłuż którego rozchodzą się dwie, trzy nawet (patrz niżej: mezoderma) warstwy komórek (rys. 44) – listki zarodkowe. Ta okoliczność przemawia

za tem, że wspomniane zgrubienie przedstawia właśnie pragębę (właściwie analogiczny do pragęby twór), gdyż ta ostatnia zawsze i stale jest miejscem, w którem jeden listek zarodkowy bezpośrednio przechodzi w drugi (ektoderma w entodermę).

Przebieg rozwoju zarodków zwierząt ssących, poczynając od stadjum blastuli, byłby dla nas zupełnie niezrozumiałym, gdybyśmy dla wytłomaczenia jego nie mogli oprzeć się na podobieństwie embryonalnego rozwoju ssaków do rozwoju ptaków. Analogia ta doprowadza nas do bardzo ważnej konsekwencyi, mianowicie, że zwierzęta ssące pochodzą od zwierząt, które w jajkach posiadały ogromną ilość ~~protoplazmy~~ deutoplazmy i znosiły je, jak obecnie to czynią np. ptaki. W rzeczy samej, po równomiernym i całkowitym, a więc typowym podziale jajka ssaków oczekiwać moglibyśmy również typowego tworzenia się dalszych stadjów rozwojowych, podczas gdy w rzeczywistości po wytworzeniu blastuli zarodek nie zdąża bezpośrednio do dalszych stadjów, ale przechodzi przez przemiany, które zdawaćby się mogły zboczeniami z normalnej drogi i mogłyby wyglądać jako bezcelowe, gdyby nie tłomaczyły się w inny sposób, - a mianowicie: liczne fakty z historyi rozwoju ssaków przemawiają za tem, że niewielka ilość deutoplazmy w ich jajkach (niezbędny warunek całkowitego i równomiernego podziału) jest zjawiskiem wtórnem w znaczeniu filogenetycznem, t. j.

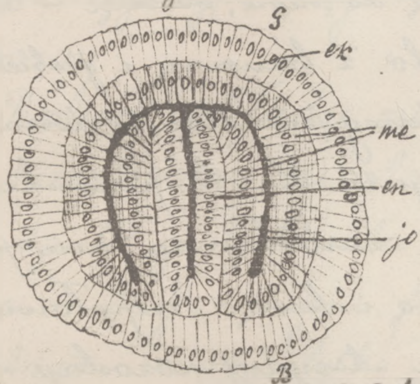
że przodkowie zwierząt ssących posiadali w jajach dużo deutoplazmy, że wskutek zmiany warunków rozwoju embryonalnego nastąpiła w długim szeregu pokoleń redukcya deutoplazmy, tak że jajka stały się bardziej archoplazmatycznemi i, co za tem idzie, podział ich równomiernym i całkowitym; lecz w myśl prawa biogenetycznego Haeckla zmienione w sposób powyższy jajka zachowały wskutek dziedziczności dążność do rozwoju podług typu swych przodków. Jakby na poparcie tego twierdzenia w ostatnich czasach odkryto, że najniższe ze ssaków Echidna hystrix i Ornitorhynchus paradoxus (Monotremata) nie są zwierzętami żyworodnymi, lecz znoszą jajka, otoczone pergaminową osłonką. Dla niedostępności materjału rozwój embryonalny tego ciekawego zwierzęcia nie jest jeszcze dokładnie zbadanym, lecz nie można wątpić, że bliższe zapoznanie się z nim postawi powyższe twierdzenie na jeszcze trwalszych podstawach.

Tworzenie się trzeciego (środkowego) listka zarodkowego – mesodermy. Omówimy tutaj tylko te sposoby tworzenia się trzeciego listka zarodkowego, z którymi się spotykamy przy rozwoju kręgowców, lecz uprzednio omówić powinniśmy prototyp, do którego wszystkie modyfikacye sprowadzać będziemy.

U Ascydyj po wytworzeniu się typowej gastruli ekto

derma pozostaje na razie niezmienioną, entoderma zaś przechodzi przez cały szereg przekształceń. Górna (grzbietna) część listka wewnętrznego tworzy dwa boczne wypuklenia, ciągnące się wzdłuż całego zarodka: od pragęby aż do przeciwnego bieguna gastruli. Wypuklenia

Rys. 45.



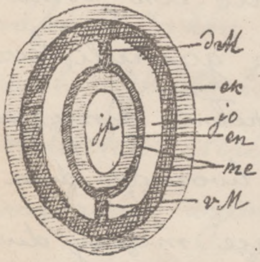
Przekrój poprzeczny larwy Sagittae. G: B strona grzbietna i brzuszna; ek, me, en — ekto-, mezo- i entoderma; jo — jama otrzewna.

te, rosnąc do boku i nadół, wtłaczają się między ekto. i entodermę (rys. 45). Przez pewien czas światło ich komunikuje z jamą gastruli, lecz potem one się zupełnie odszczepiają od entodermy, tworząc dwa ślepe worki, leżące między dwoma pierwotnymi listkami zarodkowymi. Worki te przedstawiają właśnie trzeci listek — (środkowy) zarodkowy — mesodermę. Jak widzimy, jest to twór parzysty rozwijający się z entodermy.

W każdym z woreczków mesodermalnych rozróżniamy ściankę wewnętrzną, przylegającą do entodermy — warstwę otrzewną, i ściankę zewnętrzną, przylegającą do ektodermy — warstwę ościenną mesodermy. Jedna od drugiej oddzielona jest wolną przestrzenią — jamą otrzewną (coeloma), która co do pochodzenia jest częścią światła prajelita

Proces obrastania entodermy przez listek środkowy postępuje zarówno ku dołowi, jak i ku górze. Gdy oba woreczki zbliżą się wzajemnie do siebie na stronie brzusznej i grzbietnej zarodka (pod i ponad prajelitem), te części ich ścianek, które przedstawiają przejście warstwy ościennej w otrzewną, przylegają do siebie, tworząc w ten sposób pasemka, łączące prajelito z brzuszną i grzbietną

Rys. 46.



Przekrój schematyczny młodej Sagitty. dM, vM — dorsale et ventrale mesenterium; jp — jama prajelita; jo — jama otrzewna; ek, me, en — ekto, mezo, en-todermа.

częścią ektodermy (mesenterium dorsale et ventrale rys. 46). Oba te pasemka dzielą jamę zarodka na dwie połowy: prawą i lewą. Przepołowienie takie u Ascydyj pozostaje na całe życie; u wyższych zwierząt jest ono niezupełnem, np. u człowieka w obrębie jamy brzusznej zanika mesenterium ventrale poniżej ligamentum teres hepatis, i dlatego możemy tu bez uszkodzenia otrzewnej dostać się z prawej do lewej połowy jamy brzusznej. (Od tyłu natrafilibyśmy na przeszkodę ze strony mesenterium dorsale, w obrębie zaś klatki piersiowej ze strony mediastinum posticum. Mediastinum anticum i ligamentum suspensorium hepatis są częściami mesenterii ventralis).

Rozwój mezodermy u Amphioxus lanceolatus,

jakkolwiek bardziej zawikłany, jest podobny zasadniczo do wyżej omówionego.

Komplikacya polega na tem, że w danym wypadku jednocześnie z mezodermą rozwija się 1). z entodermy struna grzbietna (chorda dorsalis), twór charakterystyczny dla całego typu kręgowców, 2). z ektodermy – układ nerwowy.

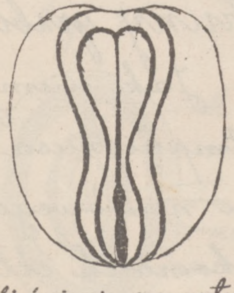
Rozwój układu nerwowego, struny grzbietnej i mesodermy u Amphioxusa. Jak wiemy, na stadjum gastruli cała ektoderma Amphioxusa spełnia, między innymi, funkcję układu nerwowego. Przy dalszym rozwoju tylko pewna część komórek ektodermalnych (środkowy pas grzbietnej powierzchni gastruli) wyodrębnia się i tworzy mózg, rdzeń i nerwy. Komórki wspomniane wpuklają się w zwartym szeregu, tworząc rowek, zwany bruzdą rdzenną; ponad nią wznosi się od boków dwa fałdy ektodermy – fałdy rdzenne, które po obustronnem zbliżeniu się zlewają się z sobą, zupełnie przykrywając bruzdę rdzenną. Ta ostatnia teraz zamyka się w cewkę (światło jej canalis centralis) przez zlanie się jej wolnych brzegów. Z jednowarstwowej cewki wytworzy się w przyszłości cały układ nerwowy ośrodkowy i obwodowy (rys. 48 i 49).

Bruzda rdzenna (potem cewka) ciągnie się od przodu

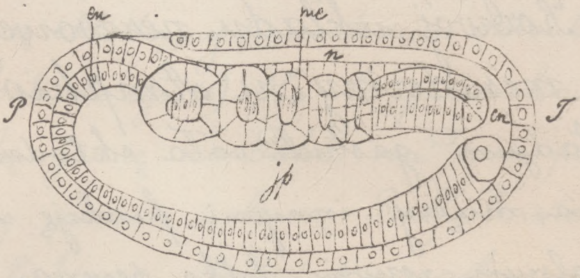
zarodka aż do pragęby, za pośrednictwem której wchodzi w połączenie z jamą prajelita. Fałdy rdzenne, wznosząc się i sklejając się z sobą ponad bruzdą, rozpościerają się ku tyłowi zarodka nad pragębą, i, obejmując ją, wytwarzają kanał – canalis neurentericus.

Rys. 47.

A



B



A – objaśnienie szematu patrz tekst.

B – przekrój podłużny zarodka lancetnika dla wykazania canalis neurentericus. P–T – przedni i tylny koniec zarodka; en, me – ento-, mezoderma; jp – jama prajelita; n – cewka rdzenna; cn – canalis neurentericus.

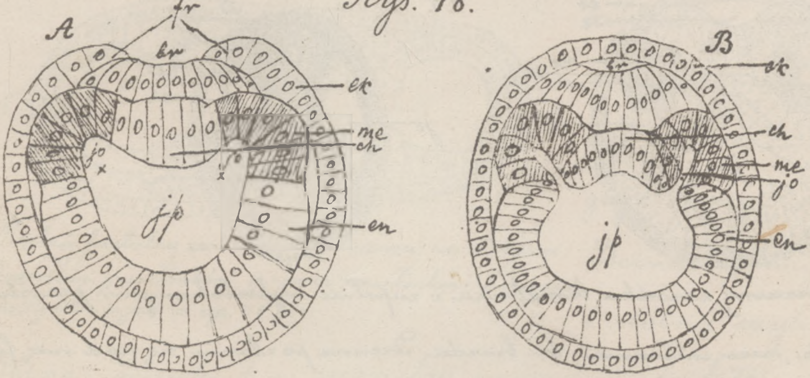
prowadzący z jelita na razie do bruzdy, potem do cewki rdzennej (rys. 47B). Dodać należy, że fałdy rdzenne łączą się z sobą naprzód mniej więcej w środku długości bruzdy, najpóźniej zaś w części przedniej zarodka, co widocznem jest z rysunku 47 A.

Jednocześnie z powstawaniem bruzdy rdzennej wyodrębniają się w entodermie trzy części: 1). pas komórek leżących bezpośrednio pod cewką mózgową – (jest to przyszła struna grzbietna, 2). do boku wypuklają się wo-

reczki mezodermalne, 3). reszta entodermy przedstawia entodermę definitywną (rys. 48).

Przy dalszym rozwoju mezodermalne worki odszczepiają się od entodermy, zupełnie jak u Ascydyj. Jednocześnie coraz bardziej wyodrębnia się górna część entodermy (pod cewką mózgową), wypuklając się wgórę

Rys. 48.

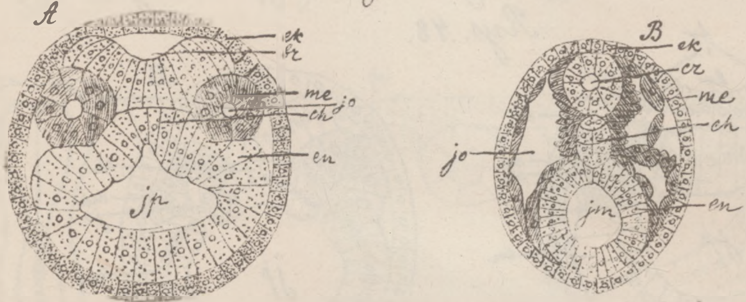


Przekrój poprzeczny zarodka lancetnika w dwóch stadjach tworzenia się woreczków mezodermalnych. ek, me, en — ekto-, meso-, entoderma; br — wpuklająca się bruzda rdzenna; fr — fałdy rdzenne; ch — chorda dorsalis; jp — jama prajelita; jo — jama otrzewna (coeloma).

i tworząc po oddzieleniu się od entodermy, pręt jednolity, przebiegający wzdłuż całego zarodka między prajelitem a rdzeniem — strunę grzbietną (chorda dorsalis rys. 48; 49). Po odszczepieniu się struny grzbietnej, dwa wolne brzegi entodermy zlewają się z sobą, zamykając od góry światło prajelita.

U zarodka Amphioxusa mesodermalne worki nie tak prędko, jak u Ascydyj, obrastają prajelito. Zanim to nastąpi, mezoderma przewężeniami pierścieniowatymi podzielona zostaje na cały szereg mniejszych woreczków, leżących jeden za drugim na grzbietnej stronie zarodka,

Rys. 49.



A – przekrój poprzeczny zarodka lancetnika z zupełnie wykształconymi: praszłonkami; ek, me, en – ekto-, mezo-, entoderma; br – bruzda rdzenna po złaniu się nad nią fałdów rdzennych; ch – chorda dorsalis; jp – jama prajelita; jo – jama otrzewna.

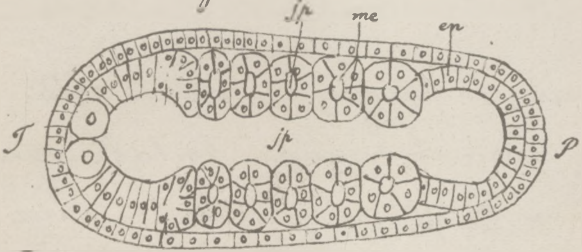
B – znaczenie liter to samo, co w A; cr – cewka rdzenna.

S p r o s t o w a n i e.

Na stronicy 75 w 3 wierszu od dołu po wyrazach: „pęcherzyk żółtkowy” – dodać należy co następuje: „W miarę wzrostu zarodka żółtko zostaje przezeń resorbowane, co sprowadza zmniejszenie pęcherzyka i wreszcie jego zanik. – Rozwój gadów i ryb, posiadających w jajkach większą ilość deutoplazmy, odbywa się co do zasadniczych kwestyj zupełnie analogicznie do rozwoju ptaków, dlatego też osobno omawiać jego nie będziemy.”

co widzimy na przekroju sagitalnym (rys. 47 B) i frontalnym (rys. 5). Woreczki te nazywamy **praczłonkami** (segmentami, metamerami — od greckiego μέρος μετὰ μέρος). U Ascydyj dwa worki mesodermialne jako twory jednolite obrastały prajelito, u Amphioxus czyni to każdy metamer na swoją rękę. Po pewnym czasie każdy z praczłonków przez zbliżenie się i zlanie kawałka ścianki obrzewnej z jednej, — i ościennej z drugiej strony, dzieli się na dwa odcinki: górny czyli grzbietny i dolny czyli brzuszny (rys. 49 B).

Rys. 50.



Przekrój frontalny zarodka Amphioxusa na stadjum tworzenia praczłonków. jp - jama praczłonków. Znaczenie reszty liter — jak w rys. 47 B.

Górne odcinki t. z. **somity** posiadają kształt czworoboków z małą jamą wewnątrz, wkoło której komórki układają się promieniście. Somity utrzymują stale swe ugrupowanie metameryczne. Wyrastają one do boków wdół i wgórę i dają początek wszystkim mięśniom poprzecznie prążkowanym (oprócz sercowego), skąd zowią je także **myomerami**. Myomerya, jak widzimy, jest pierwszym objawem metamerycznej budowy kręgowców. Potem wywoła ona metameryą układu szkieletowego, nerwowego i krwionośnego. Co się tyczy odcinków brzusznych praczłonków, to te na razie ugrupowane metamerycznie, sklejają się z sobą,

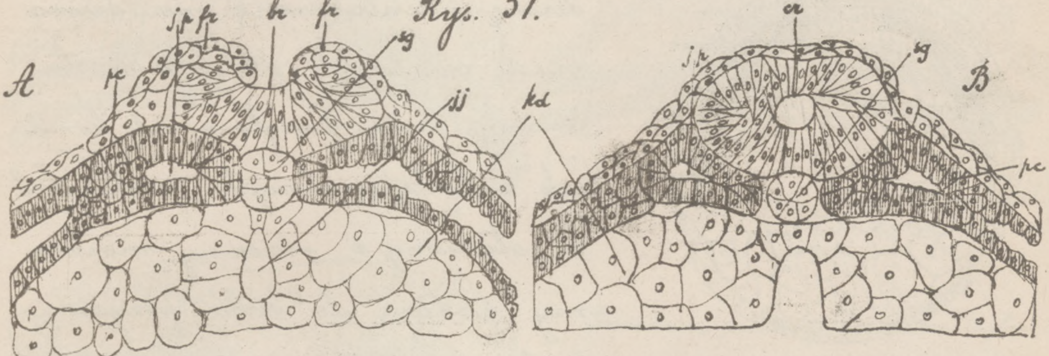
ścianki zaś ich w miejscu sklejenia się pękają, przez co uczłonkowanie znika i powstaje **jedna** jama otrzewna, otoczona **jednolitą** błoną (warstwa ościenna i otrzewna mezodermy). Sklejają się z sobą i następnie pękają wszystkie do siebie zwrócone ścianki metamerów tej samej strony ciała (prawej lub lewej), jako też odpowiednich metamerów obu stron.

Podczas wszystkich opisanych powyżej zmian, w ekto- i entodermie odbywających się, zarodek posiada kształt wyraźnie walcowaty. Na przednim i tylnym jego końcu przez przedarcie się ścianek powstanie otwór gębowy i odchodowy. Zmiany, zachodzące po gastrulacyi w **ektodermie płazów**, zasadniczo są te same, które obserwowaliśmy u Amphioxus. Na stronie grzbietnej w środkowym pasie podłużnym leżące komórki przybierają kształt cylindryczny i, wpuklając się w zwartym szeregu, wytwarzają **bruzdę rdzenną**, przebiegającą od przedniego końca zarodka aż do pragęby (rys. 51). **Fałdy rdzenne** wznoszą się ponad cewkę rdzenną (u płazów bardzo szybko bruzda zamyka się w cewkę) i pragębę i, sklejając się z sobą, wytwarzają **canalis neurentericus**.

Co się tyczy zmian, zachodzących w entodermie, to te u płazów nie są tak typowo wyraźne, jak u Amphioxus. Zaciemnienie prototypu w danym razie zależy od przy-

czyny, z wpływem której już mieliśmy sposobność zapoznać się przy omawianiu gastrulacyi i wcześniejszych stadjów rozwojowych, mianowicie od nagromadzenia się w jajku

Rys. 51.



Dwa przekroje poprzeczne zarodka trytona. A. br-bruzda rdzenna; fr-fałdy rdzenne; sg-struna grzbietna; pc-prazłonek; jp-jama prazłonka; jj-jama jelita; kd-komórki deutopl. B. cr-cewka rdzenna; znaczenie reszty liter-jak w A.

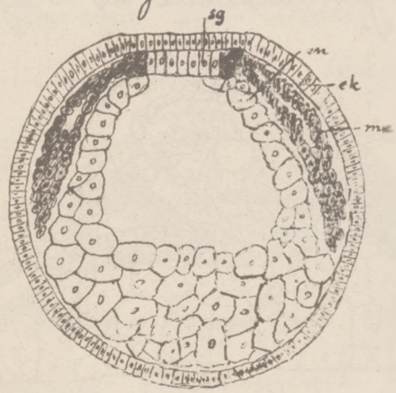
deutoplazmy.

Jak wiemy strona grzbietna entodermy płazów (na stadjum gastruli-patrz str. 73) przedstawia jednę*) warstwę komórek, na brzusznej zaś stronie komórki entodermalne grupują się w kilka warstw. Otóż grzbietna część entodermy daje początek strunie grzbietnej i mezodermie zupełnie analogicznie do Amphioxusa (rys. 52). Jak rys. 52 wskazuje, - mezoderma początkowo składa się z dwu warstw szczelnie do

*) U niektórych rodzajów i grzbietna część entodermy może zawierać kilka (dwie, trzy) warstwy komórek, ale wówczas brzuszna część zawiera ich znacznie więcej, tak że różnica między grzbietną a brzuszną częścią entodermy jest, choć mniej typowa, niemniej wyraźna.

siebie przylegających: jamy otrzewnej między tymi warstwami na razie odróżnić nie możemy. Przyczyną tego jest to,

Rys. 52.



Przekrój poprzeczny zarodka trytona na stadjum tworzenia się mezodermy.
ek, en, me — ekto-, ento-, mezoderma
sg — przyszła struna grzbietowa.

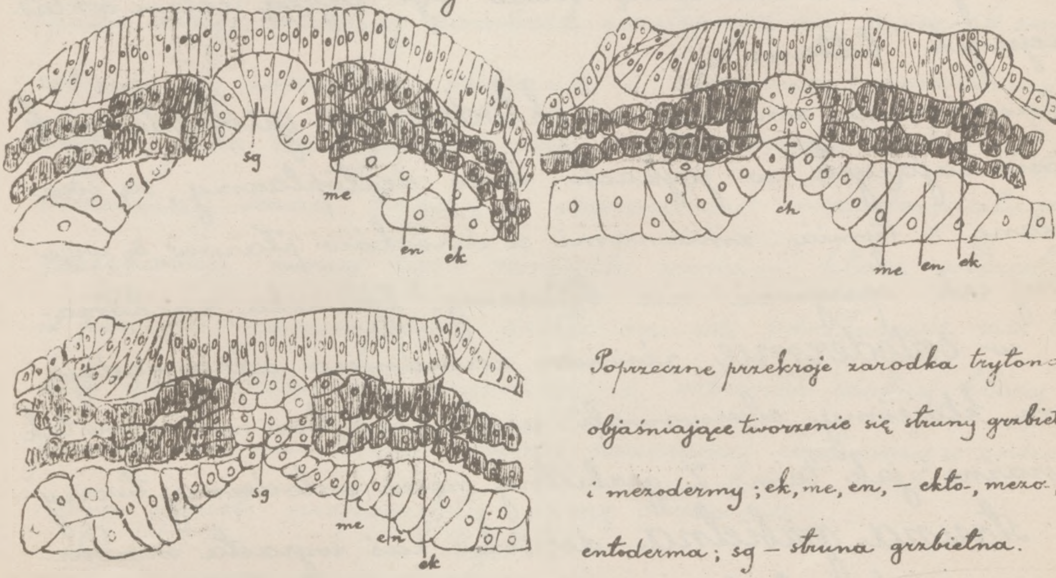
że wsuwająca się między ektodermę i entodermę mezoderma musi zwalczać silny opór, stawiany przez konglomerat komórek entodermalnych, przez co listki otrzewny i ścienny mezodermy zostają do siebie przyciśnięte. W miarę tego jak deutoplazma komórek entodermalnych spożywaną zostaje przez zarodek, obie warstwy mezodermy, nie będąc już tak uciskane jak uprzednio, rozstępują się wskutek czego ujawnia się między nimi jama otrzewna (coeloma — rys. 53 A, B, C).

Po odszczepieniu się od entodermy mezoderma zanim się podzielić ma na praczłonki (jak to było u Amphioxus), rozpada się na dwie podłużne części górną i dolną. Pierwsza teraz dzieli się znanym już nam sposobem na myomery (somity rys 51 i 54), podczas gdy druga pozostaje i nadal jednolitą i zlewa się na stronie brzusznej z odpowiednią częścią mezodermy strony przeciwnej, wspólnie z nią stanowiąc ściankę otrzewną i ścienną nie-

parzystej jamy otrzewnej (brzusznej).

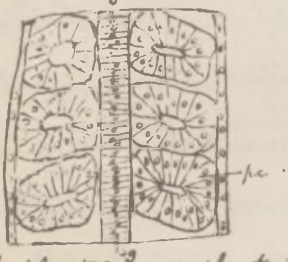
Tworzenie się myomerów odbywa się nie jednocześnie na

Rys. 53.



Poprzeczne przekroje zarodka trytona, objaśniające tworzenie się struny grzbietnej i mezodermy; ek, me, en, — ekto-, mezo-, entoderma; sg — struna grzbietna.

Rys 54.



Przekrój frontalny zarodka trytona.
sg — struna grzbietna; pe — praczłonki

całej długości mezodermy, lecz się rozpoczyna od końca przedniego zarodka i postępuje stopniowo ku tyłowi.

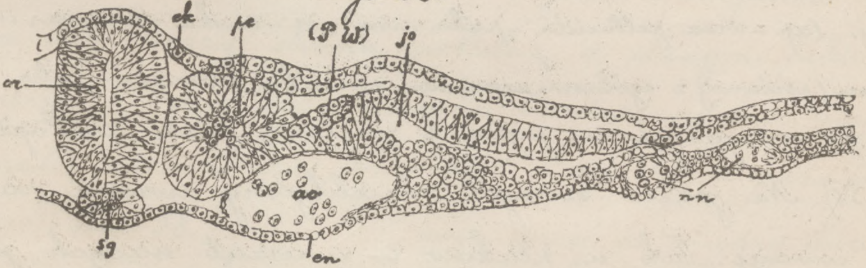
Nieznaczne zboczenia od typowego powstawania mezodermy u płazów łatwo się dały wytłomaczyć większem nagromadzeniem się deutoplazmy w ich jajkach. Trudniej jest sprowadzić do prototypu rozwój gadów i ptaków i wogóle zwierząt, posiadających w jajkach ogromną ilość żółtka odżyw-

czego (np. niektóre ryby). Wszystkie te zwierzęta rozwijają się z tarczy zarodkowej, wznoszącej się na kuli żółtkowej, z której tarcz z łatwością może być zdjętą celem dokładniejszych badań.

Zasadnicze zmiany w ektodermie gastruli ryb, posiadających w jajkach dużo deutoplazmy, są identyczne z tymiż zmianami u zarodków płazów, a więc bliżej ich opisywać nie będziemy. Zjawiska, zachodzące w entodermie, również zasadniczo odpowiadają tym, któreśmy obserwowali u płazów, lecz nie są one tak wyraźne, jak tam. Z grzbietnej części entodermy tworzy się struna grzbietna, do boku zaś wyrasta mezoderma w postaci kilku szeregów komórek, szczelnie do siebie przylegających. Niełatwo było u płazów dostrzedz początkowo jamę otrzewną (coeloma), oddzielającą od siebie obie warstwy mezodermy; w omawianym wypadku (zarodek ptaków) jest to jeszcze trudniejszem i o wiele dłużej trzeba czekać, zanim się coeloma ujawni. Pochodzi to stąd, że zarodek, przedstawiający się w postaci tarczy, jest zupełnie spłaszczony, wszystkie przeto warstwy komórek, w skład jego wchodzące, są do siebie przyciśnięte. Skoro deutoplazma zostanie zresorbowaną bądź przez komórki entodermalne, bądź też przez naczynia, rozwijające się na powierzchni pęcherzyka żółtkowego

(o tem później), i skoro zarodek zaczyna przybierać kształt bardziej wałkowaty przez wytwarzanie się bruzd granicznych (patrz niżej), warstwy komórek rozstępują się, przez co wyodrębnia się warstwa ścienna i otrzewna mezodermy zarodka, jako też ujawnia się między nimi coeloma (jama otrzewna). Teraz każdy z woreczków mezodermalnych przechodzi szereg tych samych zmian, które widzieliśmy u płazów: nasamprzód dzieli on się podłużnie na odcinek górny, który da myomery, i odcinek dolny, który z odpowiednim odcinkiem strony przeciwnej wytworzy w znany nam sposób nieparzystą jamę otrzewną.

Rys. 55.



Przekrój poprzeczny 1½ dniowego zarodka kury.

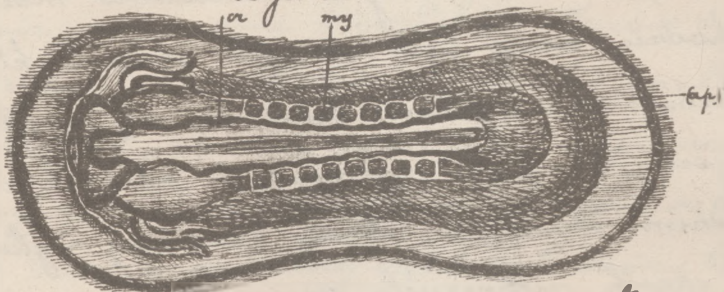
cr – cewka rdzenna; sg – struna grzbietna; ek, en – ekto-, entoderma; pe – prazłonek; (PW – przewód Wolfa); jo – coeloma; ao – aorta; nn – naczynia krwionośne.

Też same zmiany z małymi modyfikacyami przechodzą po gastrulacyi ptaki i płazy (rys. 55).

Już wspominaliśmy przy omawianiu tworzenia się pęcherzyka żółtkowego o ścisłej analogii, jaką spostrzegamy w na-

stępujących po gastruli stadjach rozwoju ptaków z jednej - i zwierząt ssących z drugiej strony. Otóż powstawanie u ssaków układu nerwowego z ektodermy, jako też mezodermy, myomerów i struny grzbietnej - z entodermy, zupełnie nam przypomina te procesy u ptaków (lub

Rys. 56.



Zarodek dziewięciodniowy królika widziany od strony grzbietnej. (ap - area pellucida - patrz niżej); cr - cewka rdzenna; my - myomery (porównaj z ogólnem wejrzeniem zarodka kurczęcia - patrz niżej).

ryb, posiadających w jajkach większą ilość deutoplazmy - rys. 56). Na jeden szczegół chcielibyśmy zwrócić na tem miejscu uwagę. Tak u ptaków i zwierząt ssących, jakoteż u wszystkich wogóle kręgowców, na stadjum tworzenia się mezodermy, wszystkie trzy listki zarodkowe zlewają się w okolicy pragęby z sobą tak, iż nie możemy ich rozróżnić, jako tworów wyosobnionych, podczas gdy na każdem innem miejscu zarodka wszystkie listki wyraźnie oddzielają się od siebie wolną przestrzenią: okolica więc pragęby jest niejako wspólnym punktem wyjścia i ciągłej regeneracyi (przekształcania się jednego listka w drugi) wszystkich trzech listków

zarodkowych (rys. 57 i rys. 44 B).

Najwcześniejsze stadjum zarodka ludzkiego, jakie dotąd uczonym obserwować udało się, jest właśnie stadjum trzech listków zarodkowych. Hr. Spee, który pierwszy obserwował to stadjum em

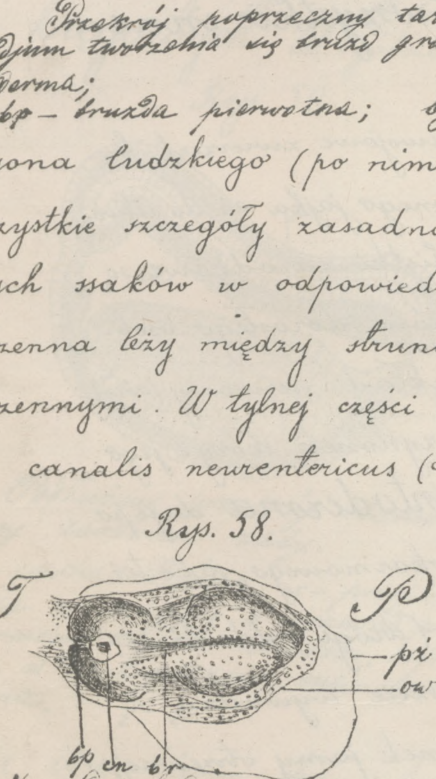
Rys. 57.



Przekrój poprzeczny tarczy zarodkowej kurzęcia w stadjum tworzenia się bruzd granicznych. – ek, me, en = ekto-, mezo i entoderma;
bp – bruzda pierwotna; bg – bruzda graniczna.

bryona ludzkiego (po nim Keibel), przytacza w opisie swym wszystkie szczegóły zasadnicze, jakie wykazują zarodki i innych ssaków w odpowiedniem stadjum rozwojowem. Cewka rdzenna leży między struną grzbietną a zlanymi fałdami rdzennymi. W tylnej części zarodka bardzo wybitnie uwydatnia się canalis newrentericus (co widać z rys. 58); w mezodermie, wsuwającej się między dwa pierwsze listki zarodkowe, jeszcze się nie uwydatnia jama otrzewna (coeloma). Zarodek, opisany przez hr. Spee, posiadał ogólny kształt następujący: zgrubione przednia i tylna część połączone są przewężeniem; na powierzchni grzbietnej uwidacznia się bruzda rdzenna w postaci paska

Rys. 58.



Zarodek ludzki, obserwowany przez Hr. Spee. – P–T = przedni, tylny koniec zarodka; pż – pęcherzyk żółtkowy; ow – owodnia; cn – canalis neurentericus; bp – bruzda pierwotna; br – bruzda rdzenna

podłużnego; fałdy rdzenne, w środku już zrośnięte z sobą, rozchodzą się ku tyłowi widełkowato i obejmują pragębę (rys. 58).

Ponieważ zarodek ludzki w najwcześniejszem z dotąd znanych stadjów co do kwestyj zasadniczych przedstawia zupełne podobieństwo do zarodków innych ssaków, możemy z wszelkiem prawdopodobieństwem nie popadnięcia w błąd przyjąć za pewnik, że **poczynając od samego zapłodnienia jajka człowiek rozwija się podobnie, jak wszystkie inne zwierzęta ssące.**

Omówiliśmy dotąd wszystkie stadja rozwojowe zwierząt kręgowych od pierwszego podziału zapłodnionego jajka aż do utworzenia się zarodka o trzech listkach. Listki zarodkowe są punktem wyjścia dla wszystkich organów dorosłego osobnika. Z **ektodermy** powstaje cały układ nerwowy (ośrodkowy i obwodowy wraz ze zmysłami), przybłonek skóry i jego derywaty (gruczoły skórne, włosy i t.p.); **entoderma** daje początek przybłonkowi całego przewodu pokarmowego, jako też tworom od tego ostatniego pochodzącym (drogi oddechowe, wątroba i t.p.), od **mezodermy** wreszcie wywodzą się mięśnie prążkowane (myomery), przybłonek jamy otrzewnej, tego narząd moczo-płciowy, tkanka łączna i wogóle wszystkie twory, którym ani ekto-, ani entoderma nie dają początku.

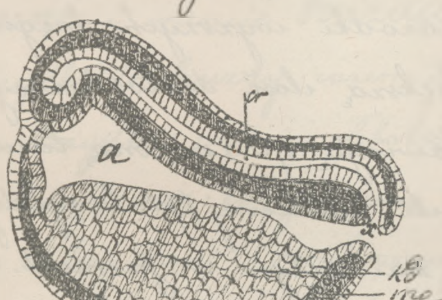
Bliższe szczegóły, tyczące się rozwoju każdego zosobna organu, (x)

lub systemu organów należy do embryologii szczegółowej. Teraz zajmiemy się omówieniem ogólnego kształtu zarodków, w dalszym zaś ciągu powiemy o rozwoju tkanki łącznej, krwi (łącznie z rozwojem naczyń krwionośnych) i błon płodowych.

Rozwój ogólnego kształtu zarodków zwierząt kręgowych.

W ogólnem kształtowaniu się zarodków niższych i wyższych kręgowców zachodzi wielka różnica. Amphioxus wkrótce po gastrulacyi przybiera kształt wydłużonego wałka, t.j. kształt bardzo zbliżony do definitywnego zwierzęcia. Płazy również po gastrulacyi wydłużają się i przybierają kształt wałcowaty; strona brzuszna zarodka pozostaje, jak w gastruli, wypukloną, grzbietna zaś spłaszcza się. Wypuklenie strony brzusznej zależy od nagromadzenia się tu entodermalnych komórek, posiadających dużo deutoplazmy (rys. 59). Stanowią one niejako zbiornik materjałów odżywczych, z którego komórki całego zarodka czerpią swe pożywienie, zanim nie wytworzy się w przednim końcu embryona otwór [illegible]

Rys. 59.



Podłużny przekrój schematyczny zarodka żaby. cr – cewka rdzenna; x – przejście tejże w pragębę i przewód pokarmowy a; kd – komórki, obfitujące w deutoplazmę; me – mezoderma.

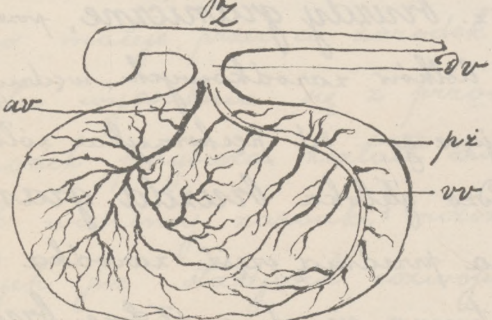
wianie się substancyami, pochodzącymi ze świata zewnętrznego. Zbiornik ten w miarę zużywania deutoplazmy stopniowo maleje, przez co zarodek coraz bardziej się spłaszcza. Wkrótce wyosabnia się z przodu główka, z tyłu - ogonek i zarodek przybiera kształt zwierzęcia dorosłego.

Jak widzimy zarodki niższych kręgowców w początkowych już stadjach rozwoju przybierają kształt walcowaty, który potem, stosownie do gatunku, mniej lub więcej modyfikują. Przeciwnie zarodki wyższych kręgowców, posiadających w jajkach większą ilość deutoplazmy, w początkowych stadjach przedstawiają spłaszczoną tarcz zarodkową, umieszczoną na kuli żółtkowej (ptaki, gady, niektóre ryby), względnie płynie, zawartym w jamie t. zw. pęcherzyka żółtkowego zarodka (ssaki). Jakkolwiek tarcz zarodkowa z czasem obrasta całą kulę żółtkową, zarodek rozwija się z małej tylko jej (tarczy) części (górnej). Ogromna stosunkowo do wielkości zarodka kula żółtkowa przepoławia go niejako, rozsadza. Jeżeli wyobrazimy sobie, iż zwierzę dorosłe rozcięliśmy po środkowej linii brzucha i rozpostarliśmy je na powierzchni ogromnej kuli grzbietem do góry, to będziemy mieli obraz, jaki przedstawia nam górna część tarczy zarodkowej, właściwie - obraz samego zarodka, otwartą jamą brzuszną zwróconego ku kuli żółtkowej. Przy dalszym rozwoju zarodek za-

czyna rosnąć we wszystkich kierunkach o wiele prędzej od reszty tarczy zarodkowej, przez co unosi się ponad kulę żółtkową. Wskutek tego wkoło zarodka powstają t. z. bruzdy graniczne, przedstawiające wpuklenia wszystkich listków zarodkowych, wędrujące pod ciało zarodka i oddzielające go od pęcherzyka żółtkowego. Nasamprzód powstaje bardzo głęboka bruzda graniczna przednia, wyosabniająca przednią część zarodka t. j. przyszłą głowę, nieco później tworzą się dwie płytsze bruzdy boczne i wreszcie bruzda tylna, wyosabniająca ogonek. Wszystkie te bruzdy razem tworzą niejako jedną bruzdę, tylko nie wszystkie równie głęboką, zagłębiając się zaś coraz bardziej i zbliżając się ku jednemu punktowi zlewają się z sobą wszystkie cztery części i wytwarzają pierścieniowate przewężenie na stronie brzusznej zarodka. Przewężenie to, czyli pępek, oddziela zarodka, posiadającego teraz kształt walcowaty, od pęcherzyka żółtkowego. Ten ostatni jest zawieszony niejako przy zarodku na wązkiej cewce — przewodzie żółtkowym. Bruzdy graniczne, przewód żółtkowy i pępek najprościej tworzą się u zarodków ryb, gdyż proces ten u nich nie komplikuje się powstawaniem błon płodowych, których ryby nie posiadają. Rys. 60 dobitnie przedstawia nam, w jaki sposób u zarodka ryby wyodrębniły się jego kontury. Teraz dysproporcya zarodka i pęcherzyka żółtkowego będzie się zmieniała: zarodek wciąż będzie wzrastał, czerpiąc swymi

komórkami entodermalnymi materjał odżywczy z deutoplazmy, zawartej w pęcherzyku żółtkowym, ten ostatni natomiast będzie stopniowo malał w miarę wyczerpywania się deutoplazmy, aż wreszcie zupełnie zostanie wciągnięty do wnętrza zarodka.

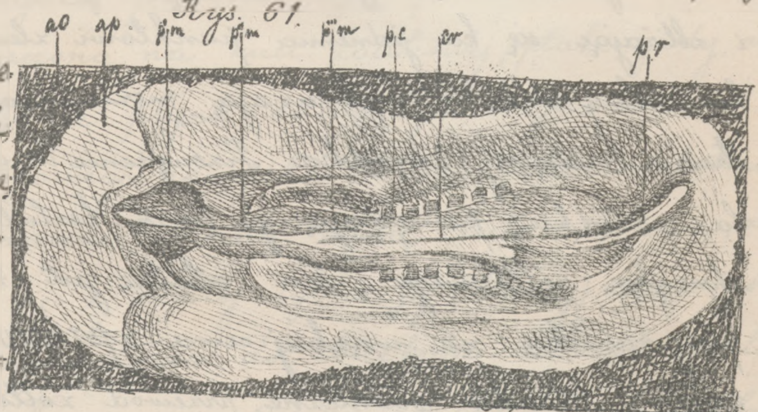
Rys. 60.



Zarodek ryby.
Z - ciało zarodka; pż - pęcherzyk żółtkowy; Dv - przewód żółtkowy; av - arterja, vv - wena żółtkowa.

Zupełnie analogiczny proces odbywa się w zarodkach ptaków. Na stadjum powstawania bruzd granicznych u ptaków przejęli-

Rys. 61.



Zarodek kurczęcia 33 godzin.
ap - area pellucida;
ao - area opaca
cr - cewka rdzenna;
p'm, p''m i p'''m - trzy pierwotne pęcherzyki mózgowe.
pc - praczłonki (mjomery);
pr - bruzda pierwotna.

to ku przodowi i ku tyłowi kończy się ślepo (ku tyłowi początkowo przechodzi w canalis neurentericus, który wkrótce zarasta), ku dołowi zaś przechodzi w pęcherzyk żółtkowy; na stronie grzbietnej wyosabnia się jednocześnie system nerwowy i myomery (rys. 61). W miarę wzrostu zarodka pęcherzyk żółtko-

wyciąż maleje, wreszcie zostaje wciągnięty do wnętrza zarodka, przez co (prajelito) zamyka się od dołu i ściana brzuszna również staje się gładką i traci swe wypuklenie. X

U **ssaków** mamy zupełnie te same stosunki, co u ptaków (rys. 56), tylko u nich pęcherzyk żółtkowy nie zostaje wciągnięty do wnętrza zarodka. Pęcherzyk ten z powodu, że nie zawiera właściwego żółtka, w odżywianiu zarodka ssaków nie odgrywa tak ważnej fizyologicznej roli, jak u ptaków, natomiast istnieje u nich specyficzny aparat do pobierania pożywienia z organizmu matki – placenta (patrz niżej); pęcherzyk przeto wcześnie się redukuje i jako szczątkowy organ zostaje przy porodzie mechanicznie oddzielony od zarodka.(x)

Powstawanie tkanki mezenchymatycznej (tkanki łącznej). Z trzech listków zarodkowych, których powstawanie już omówiliśmy, rozwija się tkanka przybłonkowa, mięśniowa i nerwowa. Pozostaje nam wykazać, w jaki sposób i z jakiego źródła powstaje **tkanka łączna i krew**.

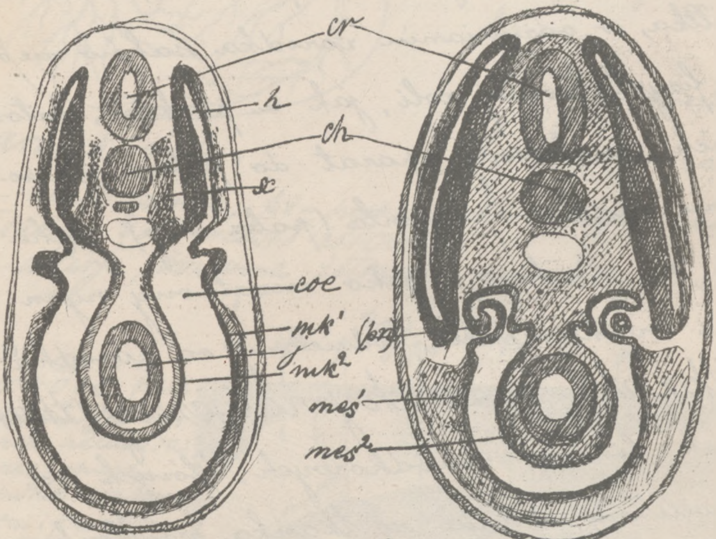
Co do powstawania **tkanki łącznej** – do ostatnich czasów embryologia nie posiadała żadnych pewnych faktów. Niedawno dopiero rzecz ta zbadaną została na zarodkach ryb (Spodouste – Selachii), u których proces ten odbywa się najprościej.

U Spodoustych myomery stosunkowo późno odszczepiają się od reszty mezodermy. Kiedy światło myomerów znaj-

(x) O powstawaniu kiszek – patrz niżej.

duje się jeszcze w połączeniu z jamą otrzewną w pewnym oka-sie nagle powstaje zaczątek tkanki łącznej. Wypełnia on szybko wszystkie przestwory, w zarodku się znajdujące, obejmuje wszystkie jego organy (rys. 62). Ponieważ nowopowstała tkanka rozsypuje się niejako po całym zarodku nazwano ją

Rys. 62.



Szematy przekrojów poprzecznych zarodka spodoustych w dwu kolejnych stadjach rozwojowych. cr – cewka rdzenna; ch – struna grzbietna; sc – sklerotom; mk', mk² – ościenny i otrzewny listek mezodermy; coe – coeloma; j – jelito; h – jama myomeru; (pr – przewód pranerki); meś', meś² – mezenchyma pochodząca od ościennego i otrzewnego listka mezodermy.

P.S. Tkanka mezenchymatyczna wszędzie jest oznaczona kropkami.

mezenchymą (od greckiego μέσος – środkowy i χέω – rozlewam, rozsypuję), skąd wszystkie twory łącznotkankowe w embryologii obejmujemy wspólnem mianem: tworów mezenchymatycznych.

Tkanka mezenchymatyczna od samego początku swego powstania wybitnie się różni od wszystkich innych. Pierwotne trzy listki zarodkowe (ekto-, ento- i mezoderma) posiadają charakter epitelialny, t.j. składają się z cylindrycznych lub płaskich komórek, połączonych w warstwy nieznaczną ilością istoty kitowej, mezenchyma zaś przedstawia komórki różnokształtne, bezładnie rozrzucone wśród wielkiej ilości istoty międzykomórkowej. Tkanka mezenchymatyczna powstaje z mezodermy naraz w czterech głównych ogniskach:

1). ze ścianki mezodermy w miejscu przejścia przyszłego myomeru w otrzewny listek mezodermalny wyrasta ku górze słup mezenchymatyczny, t. z. sclerotom, który otacza rdzeń, strunę grzbietową i do boku od niej leżącą arterję. Sclerotom daje początek kręgosłupowi; 2). zewnętrzne ścianki myomerów zatracają swój charakter przybłonkowy, komórki ich rozstępują się i między nimi powstaje istota międzykomórkowa; 3). listek ościenny i 4). listek otrzewny mezodermy wysyłają nazewnątrz (pierwszy w stronę ekto-, drugi w stronę entodermy) komórki, przetwarzające się w tkankę mezenchymatyczną (rys.). Część tej ostatniej, pochodząca od warstwy ościennej mezodermy, daje początek tkance łącznej skóry (cutis), pochodząca zaś od warstwy otrzewnej — tkance łącznej, tworzącej podstawę błony surowiczej otrzewny i wszystkim składowym częściom ścianki przewodu pokarmowego (tkanka łączna, mięśnie gładkie), prócz wyścielającego go przybłonka (ten jest pocho-

dzenia entodermalnego). Ilość tkanki łącznej bardzo prędko kolosalnie wzrasta (rys. 62), tak że wszystkie pierwotne ogniska jej zlewają się z sobą. Uchwycenie in flagranti pierwszego momentu tworzenia się ognisk mezenchymy jest bardzo trudnem i dlatego właśnie przez czas długi kwestja pochodzenia tkanki łącznej nie mogła być rozstrzygniętą.

Z tego, cośmy o powstawaniu tkanki łącznej powiedzieli, widzimy, że jest ona tylko zmodyfikowaną mezodermą. Z tkanki łącznej embryonalnej (komórki gwiaździste rozrzucone w wielkiej ilości galaretowatej istoty międzykomórkowej) powstają po pewnych zmianach wszystkie rodzaje tkanki łącznej definitywnej, jakie w histologii rozróżniamy (tkanka łączna włóknista, sprężysta, chrzęstna, kość, zębina i t. d.).

U ptaków tkanka łączna powstaje podobnie, jak u Selachii. Dolne części myomerów zatracają charakter epitelialny: między ich komórkami wytwarza się większa ilość istoty międzykomórkowej. To ognisko mezenchymatyczne odpowiada sclerotomowi spodoustych. Na zewnętrznej powierzchni całej mezodermy również powstaje tkanka mezenchymatyczna, która otacza coelomę, wewnątrz wysłaną komórkami mezodermalnymi, zachowującymi tu i nadal charakter przybłonkowy. Z tego przybłonka powstaje następnie aparat rozrodowo-moczowy i nabłonek definitywnego peritoneum (otrzewnej).

Co do powstawania tkanki mezenchymatycznej u zwierząt

ssących posiadamy dotąd bardzo mało wiadomości, lecz w miarę postępu badań nad tym przedmiotem, nauka zdobywa coraz więcej faktów, wykazujących, że proces ten odbywa się u ssaków podobnie, jak u ptaków (kurcząt).

Rozwój naczyń krwionośnych i krwi należy do najmniej zbadanych kwestyj w całej embryologii. W żadnej innej dziedzinie historyi rozwoju zwierząt kręgowych, co w tej, nie panuje taka różnorodność zdań uczonych. Dla każdego typu zwierząt istnieje po kilka hipotez co do kwestyi omawianej. Jedni utrzymują, iż układ krwionośny rozwija się li tylko z mezodermy, inni twierdzą, że tylko entoderma bierze udział w wytwarzaniu naczyń, inni wreszcie, wychodząc z założenia, że naczynia pojawiają się między ekto i entodermą, w obu tych listkach upatrują pierwszy początek aparatu krwi obiegu i t.p. Na jedno wszyscy uczeni jednogłośnie się zgadzają, mianowicie, że naczynia krwionośne u zarodków ptaków i zwierząt ssących (a więc u zwierząt, rozwijających się z tarczy zarodkowej) powstają z tej części tarczy zarodkowej, która leży bardziej ku obwodowi, już poza obrębem właściwego zarodka, i dopiero później wrastają do tego ostatniego i łączą się z sercem. U innych zwierząt ma się rozumieć naczynia od samego początku rozwijają się w obrębie ciała zarodka.

Powstawanie układu krwionośnego u *Amphioxus* nie jest

zbadanem. U płazów, jak niektórzy przypuszczają, naczyniom dają początek komórki entodermalne, nagromadzone w większej ilości na brzusznej stronie zarodka. Tę samę teoryję stosują również do ryb. Wobec nawału teoryj i hipotez, tyczących się omawianej kwestji, ograniczymy się tutaj do podania kilku najważniejszych faktów, znanych z embryologii naczyń i krwi ptaków i zwierząt ssących.

Tarcz zarodkowa ptaków, jak wiemy, obrasta stopniowo kulę żółtkową, tworząc dla niej w ten sposób pęcherzyk żółtkowy. Początkowo w tarczy tej wyodrębniają się ekto- i entoderma, potem zaś mezoderma. Gdy tarcz owa składa się jeszcze z dwóch tylko listków zarodkowych, odróżniamy w niej bardziej przeźroczystą część środkową — area pellucida — i ciemniejszy pas (pierścień) obwodowy — area opaca (rys. 56 i 61). Przeźroczystość areae pellucidae zależy od tego, że pod nią leżące żółtko jasne staje się rzadszem, płynnem, wskutek czego nad kulą żółtkową powstaje mała szczelina wypełniona płynem. Area opaca zawdzięcza swój wygląd temu, iż pod nią znajduje się żółtko gęste i w dodatku ciemne. Przy rozroście tarczy zarodkowej głównie się powiększa area opaca, podczas gdy area pellucida prawie że się nie zmienia. Na jasnem tle areae pellucidae w środku wyodrębnia się ciemniejsza plamka: tutaj komórki są wysokie, cylindryczne i z tej części areae pellucidae powstaje ciało zarodka. Reszta

tarczy, leżąca poza obrębem tej plamki, leży zarazem poza obrębem zarodka. Pierwsze naczynia powstają właśnie w tej pozazarodkowej części tarczy w obrębie t. z. *pola naczyniowego – area vasculosa*. Granicę tego pola od wewnątrz stanowi zewnętrzny brzeg areae pellucidae, zzewnątrz zaś ostateczna granica rozrostu mezodermy (wolny brzeg mezodermy), gdyż do tej ostatniej należy funkcya tworzenia naczyń. Oczywista więc, że zewnętrzna granica pola naczyniowego wciąż się odsuwa od area pellucida w miarę obrastania kuli żółtkowej przez mezodermę. U ptaków area vasculosa zajmuje początkowo tylko wewnętrzną część area opacae; zewnętrzna (bardziej oddalona od area pellucida) część tej ostatniej, składająca się na razie li tylko z ekto- i entodermy pozbawioną jest naczyń, ponieważ do tego miejsca nie dosięgła jeszcze twórczyni naczyń – mezoderma. Ta część areae opacae otrzymuje miano *areae vitellinae – pola żółtkowego*. Z tego, cośmy dotąd powiedzieli, wypływa, iż pole naczyniowe wciąż się rozrasta i powiększa kosztem pola żółtkowego i wreszcie całkiem je opanowuje.

Określiwszy topografię powstawania naczyń krwionośnych u zarodków ptaków (resp. kury), omówimy sposób ich tworzenia się. Obserwując tarcz zarodkową zgóry, spostrzeżemy, że w pewnych miejscach areae vasculosae komórki układają się w zbite szeregi i skupienia nieprawidłowego kształtu i

różnej wielkości. Ilość tych skupień, nazwijmy je wysepkami krwiotwórczymi, wciąż wzrasta. Odosobnione początkowo wysepki wydłużają się, anastomozują z sobą, przez co powstaje gęsta sieć sznurów. W oczkach tej sieci grupują się w wysepki komórki mezenchymatyczne, dające początek tkance śluzakowatej, z której powstaje łącznotkankowe umstowanie naczyń (rys. 63).

Rys. 63.

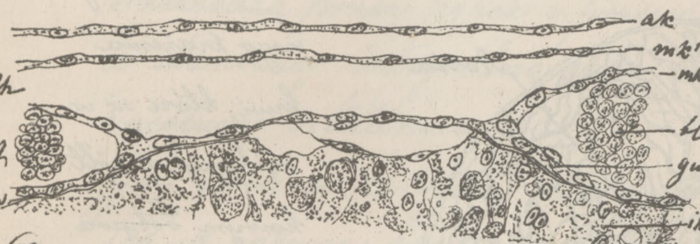


Część areae vasculosae z tarczy zarodkowej zarodka kurczęcia.

Z wysepek, względnie sznurów krwiotwórczych powstają tak ścianki – (właściwie śródbłonek) naczyń, jako też zawartość tych ostatnich, t.j. krew. Odbywa się ten proces w sposób następujący: powierzchowne komórki sznurów spłaszczają się i sklejają z sobą, tworząc śródbłonkową rurkę. W tej ostatniej gromadzi się płyn (plazma krwi), wydzielony przez komórki, wypełniające rurkę, albo też przenikający zzewnątrz (rys. 64). Komórki, znajdujące się w środkowej części sznurów krwiotwórczych, przechodzą przez cały szereg zmian i koniec końców przekształcają się w czerwone ciałka krwi. Początkowo są one jasne i u wszystkich zwierząt posiadają wybitne jądro i zdolność do

podziału karyokinetycznego, który też bardzo energicznie się odbywa. U zwierząt ciepłokrwistych po pewnym czasie komórki te zatracają zdolność proliferacyi, gromadzą w sobie coraz więcej hemoglobiny, (przez co przybierają właściwe ciałkom czerwonym krwi zabarwienie), jądra ich kondensują się, zrąb chromatynowy zbija się i przesuwa ku obwodowi komórki. W tym samym czasie błonka komórkowa pęka w odpowiedniem miejscu i jądro wypływa do plazmy krwi, gdzie też zanika; błona komórkowa teraz zamyka się z powrotem, i komórka zamienia się w definitywne czerwone ciałko krwi, które, jak wiadomo, u zwierząt ciepłokrwistych jądra nie posiada. Niektórzy uczeni są tego zdania, że jądra czerwonych ciałek krwi zwierząt ciepłokrwistych zanikają przez to, iż powoli wśród protoplazmy się rozpuszczają, a nie zostają nazewnątrz wydalone.

Rys. 64.



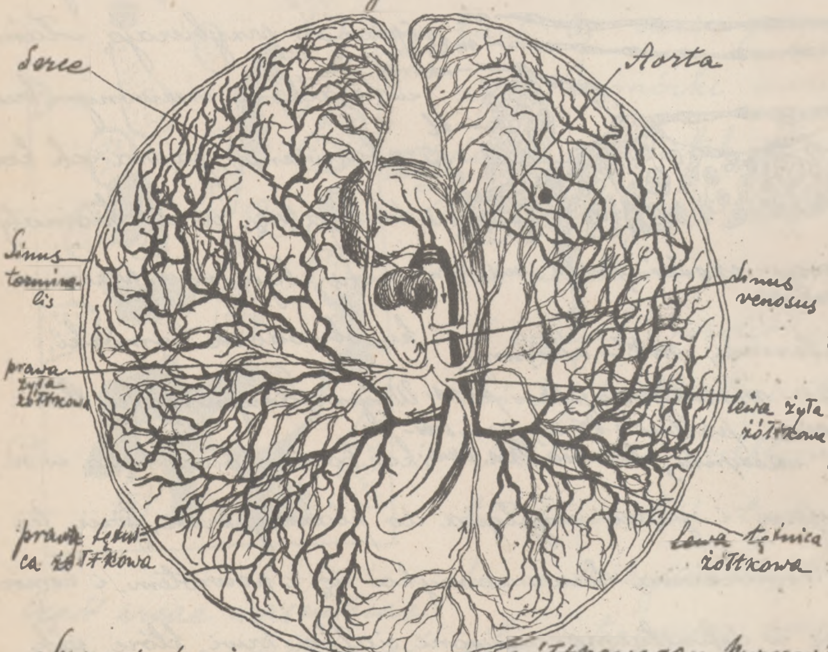
Przekrój poprzeczny części pola naczyniowego.

ak, ik – ekto- i entoderma; mk¹ – ościenny, mk² – otrzewny listek mezodermy; lh – pozarodkowa część areae pellucidae; gw – śródbłonkowa część ścianki naczynia; bl – ciałka krwi; g – naczynie.

Naczynia włosowate areae vasculosae łączą się w jednem naczyniu okrężnem sinus s. vena terminalis, leżącem na granicy areae vasculosae i vitellinae, przez co granica ta ostro i wybitnie się zarysowuje. Od naczyń areae vasculosae zdążają

ku zarodkowi, przecinając arcam pellucidam, większe pnie naczyniowe, które się potem łączą z sercem, samodzielnie, niezależnie od naczyń powstającem w obrębie ciała zarodka. Między tymi naczyniami odróżniamy żyły i tętnice (rys. 65). Punktem wyjścia dla układu żylnego krążenia krwi, które się w pęcherzyku żółtkowym odbywa -(krążenie żółtkowe)-, są kapilary areae vasculosae, przechodzące, jak już wspomnieliśmy, do ogólnego zbiornika — vena terminalis. Ta ostatnia dwoma pniami żylnymi — venae vitellinae anteriores — doprowadza krew do area pellucida, w obrębie której oba pnie wraz z mniejszymi innymi (v.v. vitellinae posteriores et laterales) zlewają się w jeden wspólny **sinus venosus**, łączący się bezpośrednio z tylnym końcem serca. — Z drugiej strony od każdej połowy areae vasculosae zdąża ku sercu po jednym pniu tętniczym — **arteria vitellina**; już w bliskości serca oba te pnie zlewają się w jedno wspólne naczynie — **truncus arteriosus**,

Rys. 65.



Szemat krążenia żółtkowego u kurczęcia

który łączy się z sercem od przodu. Po wytworzeniu się owizd graniczych i pępka naczynia (weny i arterye), znajdujące się w obrębie ciała zarodka, komunikują się z naczyniami, otaczającymi pęcherz żółtkowy za pośrednictwem t. z. vasa omphalomesenterica, które przechodzą przez pępek i przewód żółtkowy. Naczynia te stanowią integralną część tętnic i żył żółtkowych vasorum vitellinorum.

Gdy serce w zarodka zaczyna już funkcyonować (co się odbywa bardzo wcześnie: w kurczat w początku drugiego dnia wysiadywania), krew rozpoczyna prawidłową cyrkulacyę od serca do pola naczyniowego (krążenie tętnicze), i odwrotnie (krążenie żylne). Z gęstej sieci kapilarów areae vasculosae krew się zbiera do sinus terminalis, skąd przez venae vitellinae a potem v. omphalomesenterica zdąża ku sercu. Z serca przez aortę (najpierw podwójną - potem pojedynczą) i dalej przez arteriae omphalomesentericae zostaje znów rozprowadzoną po całem polu naczyniowem, by tam ponownie otrzymać z deutoplazmy materyał odżywczy (resorbcya żółtka).-

Podobne (jak u ptaków) krążenie pęcherza żółtkowego wytwarza się i u zarodków zwierząt ssących. Jednak..

już na bardzo wczesnem stadyum pęcherzyk żółtkowy u tych ostatnich zanika; jednocześnie marnieją vasa omphalomesenterica, przechodzące przez pępek i przewód żółtkowy. Zdarzają się jednak wypadki, że pęcherzyk ten zachowuje się u osobników dorosłych jako rudyment w postaci ślepego wypuklenia jelita - diverticulum Meckelli (tak nazwanego od imienia uczonego, który wyjaśnił morfologiczne znaczenie tego tworu).

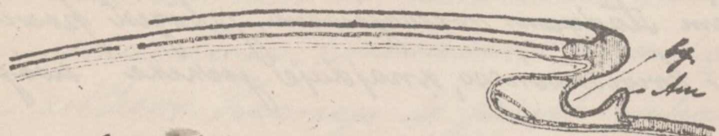
O ile powstawanie krążenia żółtkowego u ptaków jest dla nas zrozumiałem ze względu na ważną rolę fizyologiczną, jaką odgrywa ono w odżywianiu zarodka, o tyle wydaje nam się ono podrzędnem u zwierząt ssących. U tych ostatnich zawartość pęcherzyka żółtkowego jest bardzo nieznaczną i w odżywianiu zarodka przyjmuje zupełnie podrzędną rolę, gdyż ta głównie wypada w udziale specyficznemu aparatowi - placencie (patrz niżej). Całe przeto krążenie żółtkowe w zarodków ssaków uważać winniśmy li tylko jako reminiscencyę rozwoju przodków (w rozwoju szczepowym) ssaków, stanowiącą dla nas jeden dowód więcej prawdziwości przypuszczenia, iż zwierzęta ssące pochodzą od zwierząt, posiadających w jajkach ogromną ilość deutoplazmy (str. 81), a więc zwierząt, u których istnienie krążenia żółtkowego ma

podstawy fizyologiczne, i że prawo biogenetyczne nawet na tak dalekiem stadyum rozwojowem, jakiem jest powstawanie układu krwionośnego, znajduje jeszcze swój wyraz.-

Błony płodowe zwierząt kręgowych.- Błony płodowe zarodków ptaków (i gadów).- Wspominaliśmy już o tem, iż Amphioxus lanceolatus w pierwszych stadyach rozwoju embryonalnego otoczony jest błoną, którą potem przebija i w ten sposób wydostaje się na wolność. Błona ta jest tworem analogicznym do zona pellucida. Podobna błona wytwarza się u zarodków ryb. U wyższych kręgowców, poczynając od gadów i ptaków, zarodki są otoczone kilku t.z. błonami płodowymi, z rozwojem których musimy się bliżej zapoznać dla ich ważnej roli, jaką odgrywają w życiu embryonalnem.-

Amnios (owodnia) i chorion (kosmówka).- W okresie tworzenia się mezodermy u zarodków ptaków (i gadów) powstaje znana nam bruzda graniczna (str. 101) która w ostatecznym rezultacie oddziela ciało zarodka od pęcherzyka żółtkowego. Bruzda owa popycha przed sobą wszystkie trzy, sformowane już podówczas listki zarodkowe ku jednemu punktowi (przyszłemu pępkowi). Otóż w pewnym czasie ponad bruzdę graniczną, zaczynają się wznosić fałdy, złożone z ektodermy i mezodermy

osłonowej. Naasamprzód powstaje fałd w końcu przednim, potem zaś tylnym i z boków zarodka (Ryc 1). Wznoszące się ponad zarodkiem fałdy te,



Szemat przekroju podłużnego zarodka ptaka.
Am - Amnios; bg - bruzda graniczna.

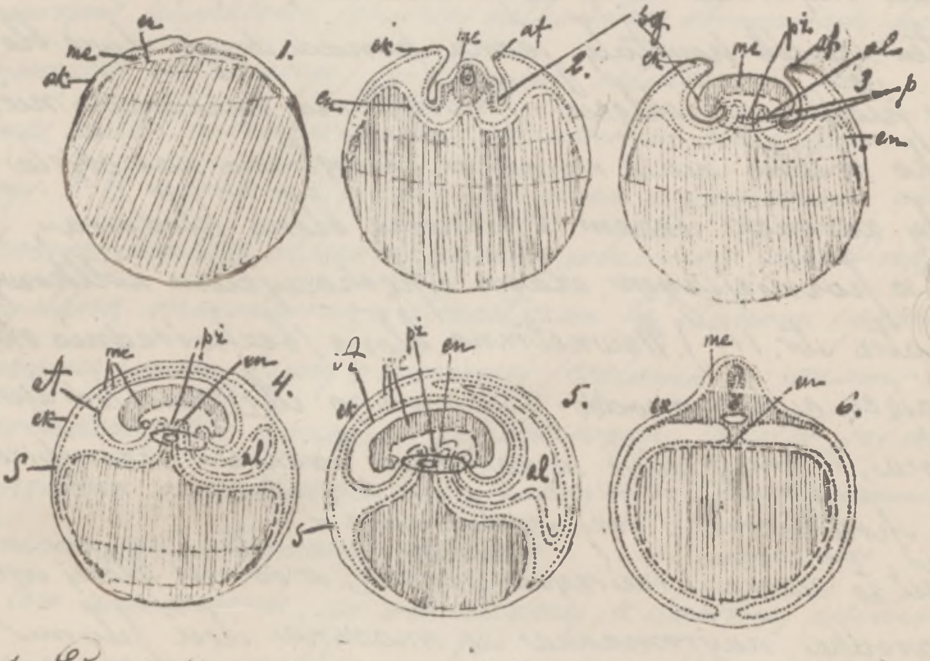
(które wszystkie razem wzięwszy tworzą jeden fałd, otaczający cały zarodek) zdążają swoimi brzegami ku jednej linii, co na przekroju poprzecznym przedstawia ryc.



Szemat przekroju podłużnego tylnego końca zarodka ptaka. al - allantoida (pierwszy początek).

Z tegoż i następnego rysunku (2 i 3) widzimy, że od brzegu fałdów w mowie będących ekto- i mezoderma zwracają się znowu nazewnątrz i nadół, obrastając w ten sposób pęcherzyk żółtkowy. Powstałe wokoło zarodka fałdy coraz bardziej nasuwają się ponad ciało zarodka, tworząc niejako nad nim sklepienie; wreszcie brzegi ich się sklejają swymi ektodermalnymi powłokami. W miejscu sklejenia ektoderma pęka, wskutek czego rozpada się owa na dwie części: jedną, zwróconą bezpośrednio

do zarodka, i drugą, stanowiącą zewnętrzną powłokę całego zarodka z pęcherzykiem żółtkowym. Po przerwaniu się ektodermy sklejają się z sobą mezodermalne



1. Przekrój poprzeczny jajka kurzego w drugim dniu wysiadywania. 2 – idem – w 3cim dniu; 3 – przekrój podłużny tegoż stadjum; 4 – przekrój podłużny jajka na początku 5go dnia; 5 – idem – w siódmym dniu; 6. Schematyczny przekrój zarodka ryby.
ek, me, en – ekto-, mezo-, entoderma; af – fałdy amniosowe; A – amnios; S – seröse Hülle; p – pępek; bg – bruzda graniczna; pż – przewód żółtkowy; al – allantoida. (Oznaczenia na wszystkich rysunkach są jednakowe).

części obrzeżnych fałdów i również pękają w miejscu sklejenia się, skąd powstaje ponad zarodkiem szczelina, ograniczona dwoma podwójnymi ścianami. Każda z nich składa się z ekto- i mezodermy, ugrupowanych jednak w odwrotnym porządku: ściana zewnętrzna

posiada nazewnątrz ekto-, nawewnątrz zaś mezodermę, ściana zaś wewnętrzna - odwrotnie. Wszystkie te stosunki najzrozumialej się przedstawią z rys. (2-4).-
W ten sposób powstały jedna ponad drugą dwie błony płodowe pisklęcia. Wewnętrzna zasklepiła niejako w sobie ciało zarodka, zewnętrzna zaś objęła cały zarodek razem z pierwszą błoną płodową, a w późniejszym czasie i pęcherzykiem żółtkowym (patrz str. 117). Wewnętrzną błonę (bezpośrednio okrywającą ciało zarodka) nazwano Amnios (od ἀμνός - owca, jagnię), gdyż w zarodkow owczych nasamprzód ją spostrzeżono i rozpoczęto badać.-
Jest to cienka przejrzysta błonka, w obrębie której wokoło zarodka nagromadza się znaczna ilość płynu wodnistego, skąd jej polska nazwa - owodnia.- Błonie zewnętrznej nadano miano Chorion - kosmówka, ponieważ zczasem pokrywa się ona licznymi kosmkami (patrz str. 122). Póki na niej tych kosmków niema, niemieccy uczeni zowią ją membrana serosa (seröse Hülle).-
Amnios na brzusznej stronie utrzymuje łączność z zarodkiem w pępku, podczas gdy Chorion traci zupełnie bezpośrednią styczność z ciałem zarodka. Dzieje się to w ten sposób, iż listek ościenny

i otrzewny mezodermy rosnąc ku dołowi i obrastając pęcherzyk żółtkowy odszczepiają się od siebie przy wolnym brzegu mezodermy, brzeg ten wreszcie ściąga się ku jednemu punktowi (chwila całkowitego obrośnięcia pęcherzyka żółtkowego), w którym ostatecznie już dwa listki mezodermalne od siebie się oddzielają (rys. 2-4). Teraz cały zarodek wraz z pęcherzem żółtkowym zostaje otoczony jamą, właściwie szczeliną, wysłaną mezodermą. Przestrzeń ta stanowi (genetycznie) część jamy otrzewnej (coeloma), o czem świadczy tak przebieg jej rozwoju, jakoteż jej wewnętrzne mezodermalne pokrycie.- Jama amniotyczna jest utworem całkiem nowym w tem znaczeniu, iż od żadnej, z dawniej istniejących jam zarodka wyprowadzić się nie daje. W niej nagromadza się przez przesiąkanie zzewnątrz coraz więcej cieczy, w której pływa zarodek, odrazniany przez swoje środowisko od szkodliwych wstrząśnień zewnętrznych.- U kurcząt od ósmego dnia życia zarodkowego poczyna się kurczyć mezoderma, co wywołuje ruch robaczkowy owodni, i, co za tem idzie, kołysanie się zarodka.-

Allantois (allantoida - omocznia).- Już w tym czasie, kiedy owodnia i kosmówka nie są jeszcze

3

całkowicie rozwinięte, zaczyna się tworzyć trzecia błona płodowa t.z. Allantois (allantoida - omocznia od greckiego słowa ἀλλᾶς - kiełbasa, gdyż do niej początkowo podobna). Powstaje ona między pępkiem a ogonkiem zarodka w postaci małego wypuklenia jamy prajelita. Wypuklenie to popycha przed sobą ento- i mezodermę otrzewną, wtłaczając je początkowo do przedłużenia jamy otrzewnej - coelomy - (rys. 3), która wychodzi poza obręb ciała zarodka, później zaś (t.j. gdy się owodnia już oddzieli od kosmówki) między amnios, chorion i pęcherzyk żółtkowy (rys. 4). Początkowo allantoida ma kształt wydłużonego woreczka (rys. 4). W miarę wzrostu dno tego worka spłaszcza się, rozrastając się w dwie strony (na przekroju): ku górze - otacza amnios, ku dołowi - pęcherzyk żółtkowy; spłaszczoną powierzchnią dotyka chorionu. Allantoida teraz staje się podobną do grzyba, czapeczka którego cienkim trzonkiem jest połączoną z prajelitem (rys. 5). Teraz odróżniamy w allantoidzie dwie części: 1) część znajdującą się wewnątrz zarodka; 2) część znajdującą się poza obrębem tegoż między amniosem a chorionem. Pozazarodkowa część allantoidy rośnie bardzo prędko, tworząc z jednej strony

sklepienie nad amniosem, z drugiej - otaczając od boków i dołu pęcherzyk żółtkowy. Jama allantoidy (która genetycznie jest częścią prajelita) wypełnia się płynem mniej lub więcej przezroczystym z zawieszonymi w nim komórkami i szczątkami takowych. Ciecz allantoidy (omoczni) zawiera składniki wydzielin nerek zarodka. Główną częścią składową jest ciało azotowe allantoina, która się też otrzymuje jako produkt rozkładu kwasu moczowego. Sole, nagromadzone w znacznej ilości w allantoidzie, krystalizują.-

Odżywianie się zarodków ptaków (i gadów).- Allantoida odgrywa bardzo ważną rolę w życiu zarodkowem. Wzdłuż całej tej błony powstają naczynia krwionośne: dwie arteriae umbilicales, które za pośrednictwem sieci naczyń włoskowatych łączą się z dwoma venae umbilicales. Z połączenia tych ostatnich powstaje żyła doprowadzająca krew do wątroby. (Jest to drugie krążenie zarodka - allantoidowe. O pierwszem - krążeniu pęcherzyka żółtkowego patrz str. 112).-

Krążenie allantoidowe ma dwojakie przeznaczenie: 1). wymianę gazową (oddychanie); 2) odżywianie zarodka.- Aby zadość uczynić pierwszej funkcyi, cały zarodek cofa się do tępego bieguna jajka. Wymiana bez-

wodnika kwasu węglowego na tlen (oddychanie) odbywa się przez pory skorupki jajka i ścianki naczyń allantoidy.- Materyałem odżywczym dla zarodka przedewszystkiem jest deuto_plazma jajka (żółtka), która zostaje wchłaniana bądź bezpośrednio przez entodermę pęcherzyka żółtkowego, bądź też przez naczynia pierwszego (żółtkowego) krą_żenia zarodkowego. Jednocześnie jednak zarodek za_czyna czerpać i z drugiego źródła. Wiemy, iż żółtko (właściwe jajko) jajka ptasiego jest zawieszone w białku. Otóż allantoida, przylegająca odwewnątrz do chorionu, razem z tym ostatnim na powierzchni stycznej z białkiem tworzy organ przeznaczony do resorbowania tego pożywienia.- Mianowicie, na po_wierzchni allantoidy powstają wypustki - kosmki na_czyniowe. Oczywista, wypustki te odpowiednio wypu_klają i chorion, który ściśle jest złączony z allantoidą. Kosmki wnikają do białka, które zostaje przez nie wchłaniane i naczyniami doprowadzane do za_rodka.-

[Ten aparat resorbcyjny jest zupełną analogją łożyska (placenty) ssaków (patrz niżej)]

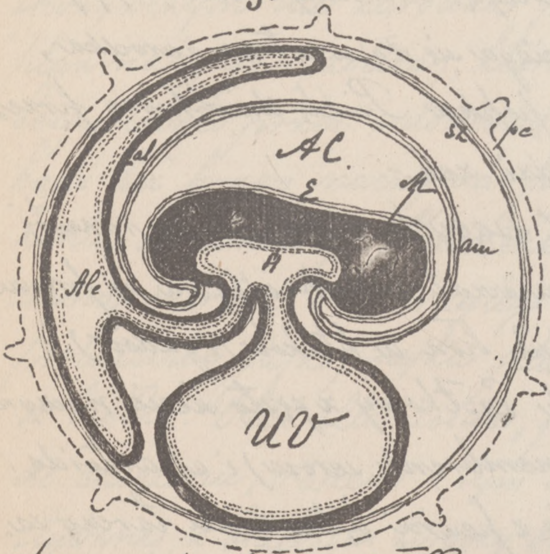
Kiedy białko wspomnianą drogą zostanie już wchło_nięte przez pisklę, to ostatnie dzióbkiem przebija bło_ny płodowe w tępym biegunie jajka i zaczyna

oddychać płucami. Allantois i chorion tracą obecnie rację bytu, i dlatego też marnieją, wysychają. Pęcherzyk żółtkowy (-podówczas już wypróżniony) wciąga się do wnętrza zarodka, przez co się jelito zamyka w pępku. Pisklę dzióbkiem przebija skorupkę jajka i wychodzi zeń.-

Błony płodowe zwierząt ssących.- Początkowy rozwój błon płodowych w zarodków zwierząt ssących odbywa się prawie identycznie z rozwojem tychże błon u ptaków (i gadów).- I tu znajdujemy pęcherzyk żółtkowy z gęstą siecią naczyń, owodnię, kosmówkę (resp. membrana serosa) i allantoidę. Zarodek ssaków rozwija się z pewnej tylko części tarczy zarodkowej (o czem była już mowa), pozaembryonalna zaś część tej ostatniej tak samo, jak to widzieliśmy u ptaków, oddziela się bruzdą graniczną od ciała zarodka, utrzymując z nim łączność tylko w pępku (rys.). Jednę atoli odmienność od ptaków spostrzegamy w zwierząt ssących: u tych ostatnich naсамprzód rozwija się ektoderma na powierzchni całej jamy zarodka, tworząc w ten sposób błonę pęcherzyka żółtkowego. Ento- i mezoderma rozwijają się wtedy, gdy cała ektoderma jest już sformowaną (u ptaków mamy mniej więcej równoległe rozrastanie się wszystkich listków zarodkowych). Abstrahując od tej różnicy znajdziemy zupełną analogię w powstawaniu błon płodowych u ssaków i pta-

ków (gadów)

Rys 69

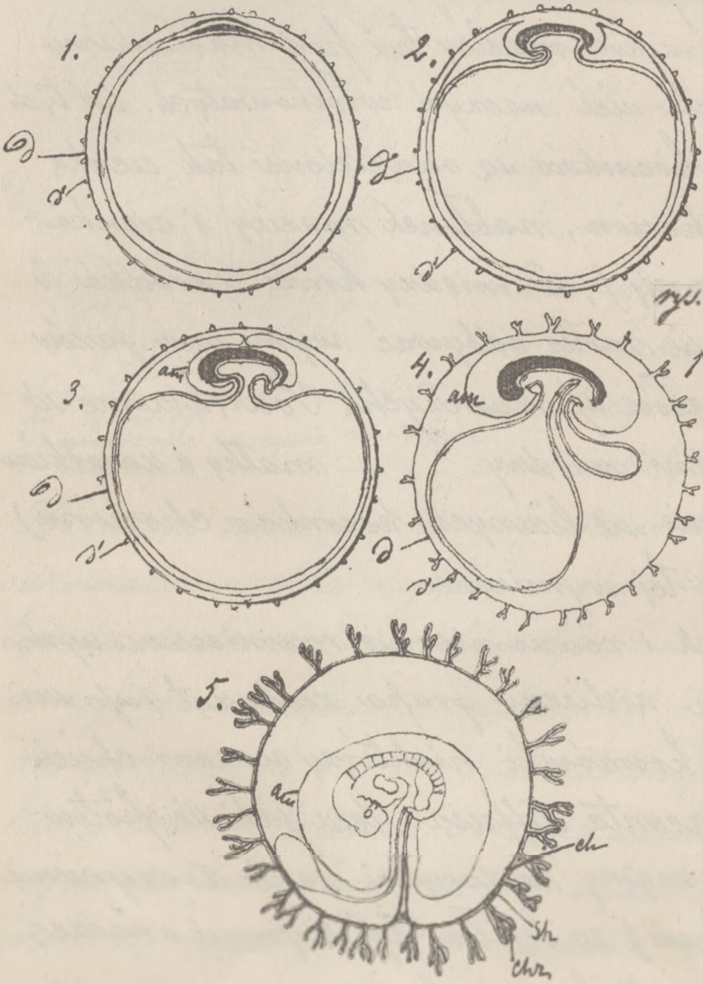


Szemat błon płodowych zwierząt ssących.
pc – zona pellucida z kosmkami (prochorion); sz – seröse Hülle; E – ektoderma; am – amnios; AC – jama amniotyczna; M – mezoderma; H – entoderma; UV – pęcherzyk żółtkowy; Alc – jama allantoidy; al – allantoida.

Błony płodowe u zarodków zwierząt ssących w pierwszych początkach rozwijają się w obrębie błony jajowej – zona pellucida. Na powierzchni tej delikatnej błonki podczas przejścia jajka przez jajowód wytwarzają się małe kosmki, które tymczasowo przytwierdzają jajko do błony śluzowej macicy. Ta błonka kosmata dla swojego podobieństwa do kosmówki (chorion) otrzymała nazwę prochorion. Gdy błony płodowe dojdą do pewnego stopnia rozwoju, prochorion zostaje przeznie rozsadzony, rozerwany, i podlega zupełnemu zanikowi; natomiast chorion (który podówczas już zupełnie się oddzielił od amniosu i pęcherzyka żółtkowego) wytwarza na swej powierzchni kosmki, przytwierdzające zarodek do łona matki.-

Chorion kosmaty, oczywista, posiadają tylko ssaki żywo-

rodne, gdyż kosmki służą tylko do utworzenia łączności między zarodkiem, a organizmem matki. Toteż u najniższych zwierząt ssących Echidna hystrix i Ornitorhinchus paradoxus - chorion kosmków nie wytwarza. Zarodki zaś wyższych ssaków posiadają chorion o kosmkach równych i równomiernie rozmieszczonych. - do tych kosmków zbie-



Szemat rozwoju zarodkowych błon płodowych zwierząt ssących.

rys. 1—4 przedstawiają podłużny przekrój zarodka.

5. Szemat zarodka ludzkiego.

∂ – Zona pellucida; ∂' – jej kosmki; sh – seröse Hülle; ch – Chorion; chz – kosmki chorionu; am – amnios; ek, me, en – ektoderma, mezo- i entoderma;

(Litery na wszystkich rysunkach mają jednakowe znaczenie).

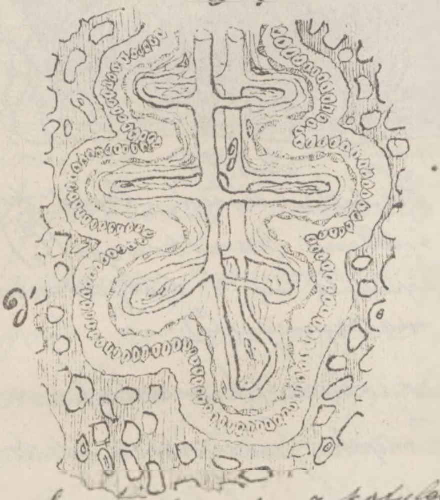
giem rozwoju zarodka wrasta tkanka allantoidy, która odwewnątrz ściśle przylega do całego chorionu, tworząc z nim jedną niejako błonę. Wraz z tkanką allantoidy do kosmków wsuwają się i naczynia, otoczone cieniutką warstewką tkanki łącznej (doprowadzająca tętniczka i odprowadzająca żyłka).- Każdemu kośmkowi chorionu w ścianie macicy odpowiada zagłębienie, do którego on wrasta. W błonie śluzowej macicy tuż pod nabłonkiem rozpościera się gęsta sieć naczyń włoskowatych. Od tych naczyń naczynia kosmków są oddzielone tak cienką warstwą tkanek (chorion, nabłonek macicy i cienka warstewka tk. łącznej), iż między krwią zarodka i matki swobodnie się może odbywać wymiana gazów (O i CO_2) i materyałów spożywczych. Powiększenie się stycznej powierzchni między matką a zarodkiem (przez wytworzenie się licznych kosmków chorionu) doskonale sprzyja tej wymianie.-

Chorion o równych i równomiernie rozmieszczonych kosmkach posiada nieliczna grupa zwierząt (np. świnie). Temu typowi kosmówki niektórzy uczeni chcieli nadać miano placenta diffusa, lecz jak się potem przekonamy, nie mamy w danym razie do czynienia z placentą (łożyskiem) w ścisłem tego wyrazu znaczeniu (str. 128). Placenta podczas porodu zawsze się

wydziela nazewnątrz, odrywając się od ścianki macicy, podczas gdy u świń np. podczas porodu kosmki chorionu wysuwają się z odpowiednich zagłębień macicznej błony śluzowej, zupełnie jej nie uszkadzając.-

Chorion przeżuwaczy (przechodzimy do coraz wyższych szczebli) posiada dwojakie kosmki: jedne z nich są długie i wielokrotnie rozgałęzione (rys. 70) grupują się one w wysepki, zraziki - t.z. cotyledony, ilość których może dochodzić od kilkudziesięciu do kilkuset; drugie - nitkowate, rozrzucone na przestrzeni, oddzielającej od siebie kotyledony, są o wiele słabiej rozwinięte. Naczynia allantoidy, oczywiście, dochodzą również do kotyledonów (rys. 71.).-

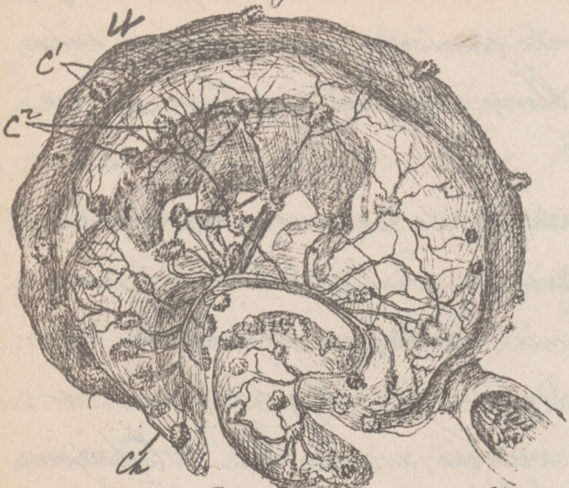
Rys 70



Szamat kosmka z kotyledonu krowiego.
d - zarodkowe naczynia krwionośne
d' - matczyne —" —" —" —

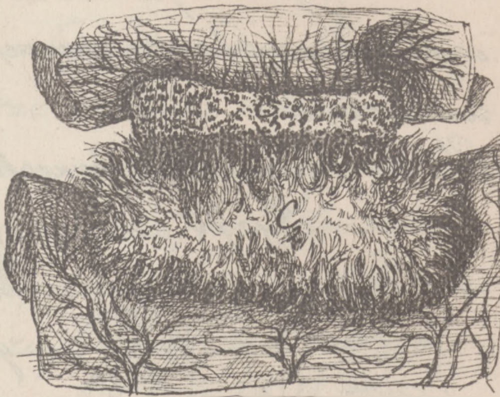
Każdemu zrazikowi kosmków chorionu (cotyledo foetalis) odpowiada wysepka zagłębień w błonie śluzowej macicy (cotyledo materna): kosmki kotyledonu zarodkowego wchodzą w zagłębienia kotyledonu matczynego, z których podczas porodu wysuwają się bez uszkodzenia macicznej błony śluzowej, która wkrótce powraca do stanu zupełnie normalnego, nigdy zaś nazewnątrz się nie wydziela. I tu zatem nie możemy mówić jeszcze o placencie. Lecz kotyledony prze-

żuwaczy o rozgałęzionych kosmkach stanowią pierwszy po=



Rys 71

Zarodek cielęcia.
V. Vagina; U - Uterus; Ch - Chorion
C¹ - Cotyledones maternae; C² - Cotyledones foetales.



Rys 72

Kotyledon krowi: Część kotyledonu zarodkowego (C_2) wysuniętą się z kotyledonu matczynego (C_1)

czątek tworów, przekształcających się w łożysko (placenta).- Powstawanie łożyska w ssaków wyższych, poczynając od drapieżnych, wyobrażamy sobie w ten sposób, iż kotyledony, rozsiane u przeżuwaczy po całym chorionie, skupiają się na pewnej, ściśle określonej przestrzeni tego ostatniego, podczas gdy reszta kosmówki jest albo zupełnie gładką (chorion laeve), albo też posiada małe nitkowate kosmki (chorion frondosum).-

Łożysko (placenta) posiada tę cechę charakterystyczną, iż jego kosmki tak się silnie rozgałęziają w błonie śluzowej macicy i tak ściśle z nią się łączą, iż podczas porodu nie są w stanie wysunąć się z niej; wskutek tego

oderwana błona śluzowa macicy odchodzi wraz z płodem na-zewnątrz, skąd też pochodzi jej nazwa błona doczesna (decidua). Wszystkie zwierzęta ssące, stojące na wyższych szczeblach drabiny szczepowej, poczynając od drapieżnych włącznie, posiadają błonę doczesną, i dlatego też w systematyce zwierząt tworzą wspólną grupę deciduata.-

Kształt placenty bywa dwojaki. U wyższych ssaków, (między nimi i u człowieka) placenta posiada kształt tarczowaty - placenta discoide. (od kształtu łożyska ludzkiego, przypominającego kształt placka - po grecku πλακούς - pochodzi nazwa placenta). - W łożysku ludzkiem widoczne są bruzdy, stanowiące reminiscencyę zrostu szeregu kotyledonów.-

Niektóre ssaki niższe posiadają placentę pierścieniowato opasującą zarodek - placenta zonaria - łożysko pierścieniowate (np. u psa). - I tu również wyróżniają się bruzdy - granice oddzielnych kotyledonów. W łożysku odróżnić możemy: łożysko zarodkowe (placenta foetalis), które jest wytworem błon płodowych zarodka, i łożysko matczyne (placenta materna) - wytwór błony śluzowej macicy.-

Ponieważ placenta zajmuje niewielką względnie przestrzeń całej powierzchni chorionu, musi w niej

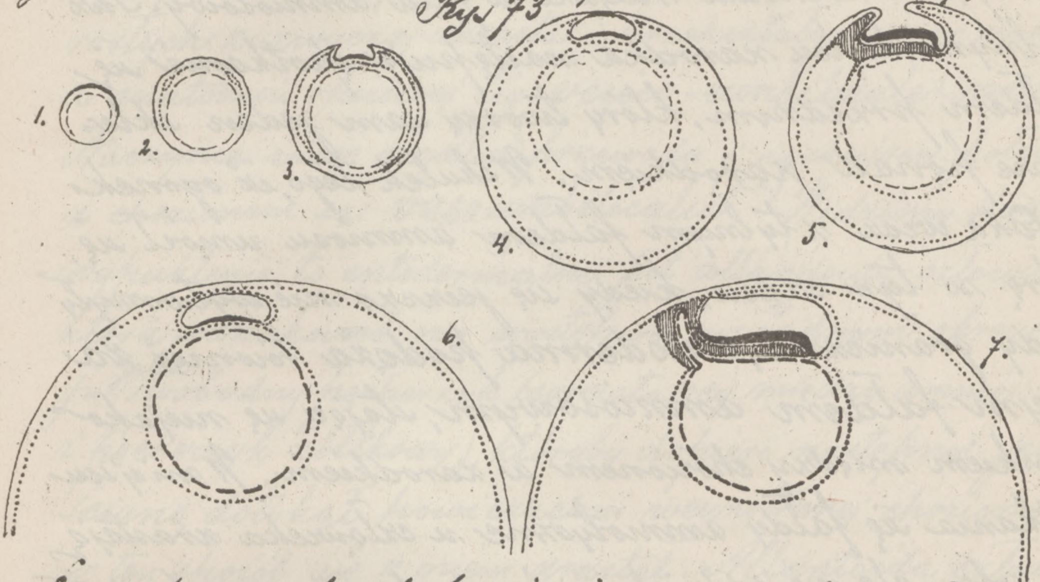
wymiana materyi odbywać się o wiele energiczniej, aniżeli np. w przeżuwaczy, które tę pracę rozkładają na liczne kotyledony. To też pod samym przybłonkiem błony śluzowej macicy naczynia włoskowate rozrastają się w kolosalne zatoki krwiste (lacunae), w których kosmki łożyska zarodkowego obficie są opłukiwane przez krew, z której czerpią materyały spożywcze i tlen, oddając jej bezwodnik kwasu węglowego i inne produkta rozkładu tkanek.-

Z budową histologiczną łożyska zarodkowego i matczynego bliżej zapoznamy się przy opisie błon płodowych i łożyska człowieka.-

Błony płodowe człowieka (Amnios, Chorion, Allantois).- Dotąd zanotowano w literaturze kilka zaledwie obserwacyi nad pierwszymi początkami błon płodowych u człowieka (Spee, Keibel).- Co do kwestyj zasadniczych rozwój błon płodowych człowieka jest analogiczny do tegoż w zwierząt wyższych; w szczegółach jednak jeden od drugiego wybitnie się różni. U zwierząt wyższych błony płodowe rozwijają się w tym czasie, kiedy kontury zarodka wyraźnie już się zarysowały, kiedy ogólny kształt tegoż już się rozwinął. U człowieka natomiast powstają one o wiele wcześniej: gdy ciało

zarodka zaledwie się formować zaczyna, już się wznoszą fałdy amniosowe; gdy się te jeszcze z sobą nie spotkały, już mezoderma obrasta cały pęcherzyk żółtkowy (rys. 73)

Rys. 73



Szematyczne przedstawienie rozwoju błon płodowych u człowieka.
Linje kropkowane i miejsca zacieniowane oznaczają mezodermę, linije przerywane - entodermę.
1, 2, 3, 4, 6 - przekroje poprzeczne, 5 i 7 - podłużne.
Objaśnienie w tekście.

Na jeden szczegół, jakkolwiek niezasadniczy, zwrócić winniśmy szczególną uwagę, gdyż on powoduje wiele zmian w tworzeniu się błon płodowych człowieka. Mianowicie, przedni i tylny fałdy amniosowe już w zwierząt ssących rosną nierównomiernie: fałd przedni o wiele prędzej zdąża ku tyłowi, niż tylny ku przodowi, skąd pochodzi, iż się one spotykają z sobą bliżej ogonka, niż głowy. U człowieka ta różnica szybkości wzrostu

występuje o wiele wybitniej. Tutaj fałd tylny unosi się zaledwie w górę, pociągając za sobą ogonek, który w ten sposób wchodzi niejako w fałd amniosowy. Też w tylnym końcu zarodka następuje spotkanie się z fałdem przednim, który tworzy sam jeden sklepienie ponad zarodkiem. Wskutek tego, iż ogonek zarodka wraz z tylnym fałdem amniosu uniósł się w górę w tym czasie, kiedy się jeszcze nie wytworzyły bruzdy graniczne, entoderma podąża również za tylnym fałdem amniosowym, stając się niejako łącznikiem między chorionem a zarodkiem. W miejscu spotkania się fałdy amniotyczne u człowieka zrastają się z sobą, ale nie oddzielają się od chorionu, jak się to dzieje u innych zwierząt (rys. 73.). W tylnej części zarodka, w końcu tego kawałka, który wygiął się wraz z tylnym fałdem amniosowym ku górze, entoderma tworzy małe wypuklenie; światło tego entodermalnego wypuklenia widzimy tylko na małym kawałku; w dalszym ciągu mamy pasmo komórek entodermalnych, światła nie posiadających. W mezodermie, która to wypuklenie entodermy otacza, wytwarzają się naczynia krwionośne, które z ciała zarodka występując, zwężają drogę, którą im wskazuje tylny fałd amniosowy, tworząc połączenie z chorionem.-

Z tego kawałka entodermalnego wypuklenia, które leży w obrębie ciała zarodka, tworzy się później pęcherz moczowy, dalszy ciąg daje urachus, który u osobników dorosłych zazwyczaj zarasta i przekształca się w znane z anatomii opisowej lig. vesico-umbilicale medium x.). Naczynia idące wzdłuż przewodu i uzyskujące połączenie z chorionem są: vasa umbilicalia x.x.).- Widzimy stąd, iż wypuklenie to entodermalne jest allantoidą człowieka, która jednakowoż nie występuje w żadnym okresie rozwoju jako swobodny pęcherzyk (wrastający między amnios, chorion i pęcherzyk żółtkowy), którzyby dopiero następnie jedną ścianą dotykał powierzchni wewnętrznej chorionu i w ten sposób się z niem zrastał. Allantoida człowieka jest zatem organem szczątkowym; główne jej cechy są jednakowoż te same, co i u zarodków ssących, tylko że skutkiem istniejącego już pasma łączącego amnios i samo ciało zarodka z chorionem, korzysta allantoida z tego już istniejącego połączenia, przez co naczynia krwionośne jego pośredniczące między zarodkiem, a łonem

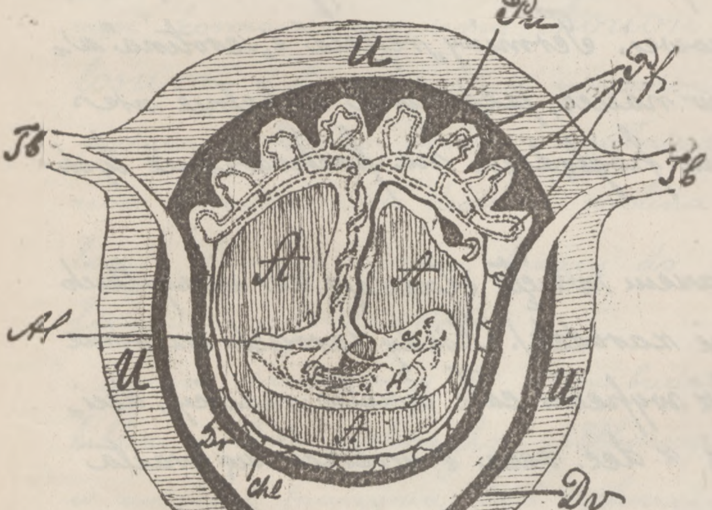
x.) W wypadkach anormalnych, gdy urachus u dorosłego pozostaje otwartym, mocz kroplami sączy się przez pępek. Dla usunięcia tego defektu niezbędną jest operacya.-

x.x.). U dorosłych osobników arteriae umbilicales nie funkcyonują jako naczynia, są to znane z anatomii opisowej ligg. vesico umbilicalia lateralia. Vena umbilicalis = ligamentum teres hepatis + ductus venosus Arantii.

… docierają do swego miejsca przeznaczenia.

Błony doczesne (membranae deciduae). - Dotąd mówiliśmy o tych błonach płodowych, którym daje początek tkanki samego zarodka. Prócz nich błona śluzowa macicy (dostarcza zarodkowi) t. zw. membranae deciduae (błony doczesne): vera, reflexa i serotina. Dawniej tłómaczono sobie powstawanie doczesnych błon płodowych w sposób następujący: sądzono, iż po zapłodnieniu jajka błona śluzowa macicy, znacznie grubiejąc, zamyka maciczne ujścia jajowodów. Tę zgrubiałą błonę śluzową nazwano decidua vera. - Jajko, zdążające z trąbki Fallopiusza ku światłu macicy, nie mogąc przejść przez zamknięte ujście trąbki, wypuklać miało błonę śluzową i zasklepiać się w tejże, jak w worku, zwierającym się ku światłu macicy. Workowi temu otaczającemu zarodek, nadano miano decidua reflexa. Wskutek wytwarzenia się tej ostatniej ta część ścianki macicy, do której jajko przylega, musi się ogołocić z błony śluzowej; natomiast miała się tu wytwarzać nowa błona, dająca później początek placencie: tę nazwano decidua serotina. - Przekona się atoli później, że jakkolwiek błona śluzowa macicy w rzeczywistości grubieje po zapłodnieniu, to jednak ujścia jajowodów nie zostają zamknięte i zapłodnione jajko swobodnie wkracza do światła ma-

cicy, gdzie się przykleja (za pomocą prochorion) zazwyczaj do dna tejże. W miejscu przyklejenia jajka powstaje decidua serotina (z której powstanie placenta). Na obwodzie pola zajętego przez decidua serotina, powstaje okrężny fałd błony śluzowej, otaczający jajko zapłodnione. Brzegi tego fałdu zaciśnia się coraz bardziej, zdążając do jednego punktu, w którym się z czasem zupełnie zamyka. Tym sposobem jajko zostaje całkowicie zasklepione w wspomnianym fałdzie i otrzymuje deciduam reflexam (rys.). - Reflexa jak to przebieg jej rozwoju



Szemat przekroju ciężarnej macicy

U - macica; Uh - światło tejże; Tb - trąbka Fallopiusza; Dv, Dr - Decidua vera, decidua reflexa; Pu - Placenta uterina (Decidua serotina); Pf - Placenta foetalis (chorion frondosum); Chl - Chorion laeve; A - jama amniotyczna, wypełniona płynem; D - pęcherzyk żółtkowy; Al - naczynia pępkowe; H - serce; A - Aorta; ci i cs - Vena cava inferior i superior; p - Vena portae.

wskazuje, składa się z dwu warstw nabłonka macicznego, oddzielonych od siebie tkanką łączną. W tej ostatniej znajdują się gruczoły, wyloty których są zwrócone poczęści ku zarodkowi (przebijają ku zarodkowi zwróconą warstwę nabłonka) poczęści ku światłu macicy.-

Reasumując to, cośmy powiedzieli o błonach, pochodzących z łona matczynego, widzimy, iż decidua serotina powstaje w miejscu przyklejenia się jajka do błony śluzowej macicy, reflexa - powstaje z okrężnego fałdu, wznoszącego się z okalającej serotinam błony śluzowej; wreszcie decidua vera stanowi tylko w pewnym kierunku zmodyfikowaną resztę macicznej błony śluzowej. Terminy „reflexa" i „serotina" utrzymały się dotąd w nauce, jakkolwiek zupełnie nie odpowiadają obecnemu poglądowi na pochodzenie tych błon.-

Serotina i reflexa razem wzięte otaczają ze wszystkich stron jajko (względnie zarodek). Kiedy zarodek wzrośnie do tych rozmiarów, iż wypełni całe światło macicy, decidua reflexa styka się z dec. vera i wreszcie się zrasta z nią zupełnie.-

Budowa kosmówki i powstawanie łożyska.-

Część kosmówki (chorion) człowieka, odpowiadająca deciduae reflexae, inaczej się przedstawia pod względem swej budowy, niż ta część, która się styka z decidua serotina. Pierwsza

jest pokryta małymi, rzadko rozsypanymi kosmkami, tak że się powierzchnia jej wydaje zupełnie gładką, skąd pochodzi jej nazwa chorion laeve; jednak kosmki te są dosyć duże, aby doskonale przytwierdzić chorion do reflexa, tak iż te dwie błony nie dają się oddzielić od siebie bez uszkodzenia. Naczynia chorii laevis prędko bardzo podlegają redukcyi i zanikają. Natomiast w tej części kosmówki, która jest zwrócona ku decidua serotina, kosmki wzrastają do ogromnych rozmiarów, przekształcając się w krzaczkowate, wielokrotnie rozgałęziające się twory, wrastające głęboko w błonę śluzową macicy (decidua serotina). Tę część kosmówki zowiemy chorion frondosum seu villosum. Jest ona obficie uposażona w naczynia: do niej podążają bardzo liczne rozgałęzienia tętnic pępkowych. Chorion frondosum i decidua serotina bardzo ściśle się z sobą łączą, tworząc organ, służący do odżywiania zarodka — łożysko — placenta.

Zanim przejdziemy do opisu budowy łożyska powiemy słów kilka o losie pęcherzyka żółtkowego i tworów, stojących z nim w związku (naczynia, treść pęcherzyka i t. p.).

Pęcherzyk żółtkowy człowieka podlega podobnym zmianom, jak u innych ssaków. Oddziela się on od kosmówki, zarodek się wznosi ponad nim, utrzymując z nim łączność za pośrednictwem przewężenia — przewodu żółtkowego — ductus omphalomesentericus. Przez ten ostatni przechodzą vasa

omphalomesenterica, tworzące układ krążenia żółtkowego. Wkrótce naczynia te zanikają wraz z pęcherzykiem i jego zawartością, gdyż wszystkie te twory nie odgrywają ważniejszej fizyologicznej funkcyi w życiu płodowem. Połączenie z przewodem pokarmowym przerywa się; w jelicie normalnem nie mamy żadnego śladu miejsca, w którem przechodziło ono w ductus omphalomesentericus, szczątki atoli przewodu żółtkowego w sznurze pępkowym i w dalszym ciągu pęcherzyka żółtkowego między amniosem a chorionem odnaleść jeszcze możemy nawet u zupełnie dorosłego płodu: czasem mamy tu wypuklenie jelita (diverticulum Meckelii).

Amnios, który pierwotnie tworzy małą delikatną torebkę tuż ponad zarodkiem, potem wciąż wzrasta (do siódmego miesiąca ciąży), wypełniając się cieczą amniotyczną, tak iż zupełnie przylega do ścian chorionu (przy nadmiernem nagromadzeniu się tego płynu wytwarza się stan patologiczny t.z. hydramnios). Znajdując się w bezpośredniem połączeniu z zarodkiem w pępku, amnios pierścieniowato otacza ductus omphalomesentericus wraz z naczyniami. W miarę wzrostu tego przewodu pierścień ten przekształca się w formalną pochwę, obejmującą wszystkie twory przez pępek przechodzące, tak iż możemy je ująć w jedną nazwę **sznurka pępkowego, pępowiny — funiculus umbilicalis.**

Pępowina łączy zarodek z łożyskiem. Odróżniamy w niej części następujące: 1). galaretę Whartona, stanowiącą tkankę

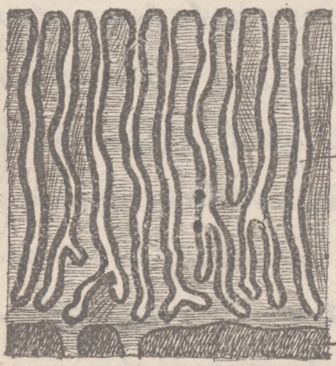
podstawową pępowiny. Składa się ona z typowej tkanki ślu-zakowatej, która się wytwarza z mezenchymy przewodu żółtko-wego i nasady owodni; 2). w galarecie Whartona przebiegają naczynia pępkowe — vasa umbilicalia (dwie tętnice i jedna ży-ła), prowadzące krew od zarodka do łożyska i odwrotnie; 3). szczątki allantoidy (urachusa); 4). szczątki przewodu żółtkowe-go; (naczynia pęcherzyka żółtkowego — vasa omphalomesenterica — jak już powiedzieliśmy, w późniejszych miesiącach całkiem zani-kają); 5). cały sznur pępkowy otoczony jest pochwą, pochodze-nia amniotycznego (patrz wyżej). Początkowo sznur pępkowy jest bardzo krótki, lecz potem dość szybko wzrasta (do 50–60 cm.), skręcając się przy tem spiralnie. Wskutek ruchów zarodka na pępowinie wytworzyć się może supeł pęk prawdziwy, w przeciwstawieniu do pęka fałszywego, który przedsta-wia tylko miejscowe zgrubienie tkanki łącznej sznura pępko-wego. Jeżeli pęk niebardzo uciska naczynia pępkowe, to nie zagraża życiu zarodka. W przeciwnym razie, tamując swo-bodny przepływ krwi, sprowadzić może śmierć zarodka przez uduszenie. Przy porodzie pępowinę odcina się od zarodka.

Placenta człowieka powstaje w sposób analogiczny do innych ssaków (patrz wyżej). Główne zmiany, tyczące się łożyska ludz-kiego, odnoszą się do błony śluzowej macicy.

W stanie normalnym błona śluzowa macicy, tworząca war-stwę grubości 1 mm., ściśle przylega do pokładu mięśniowego.

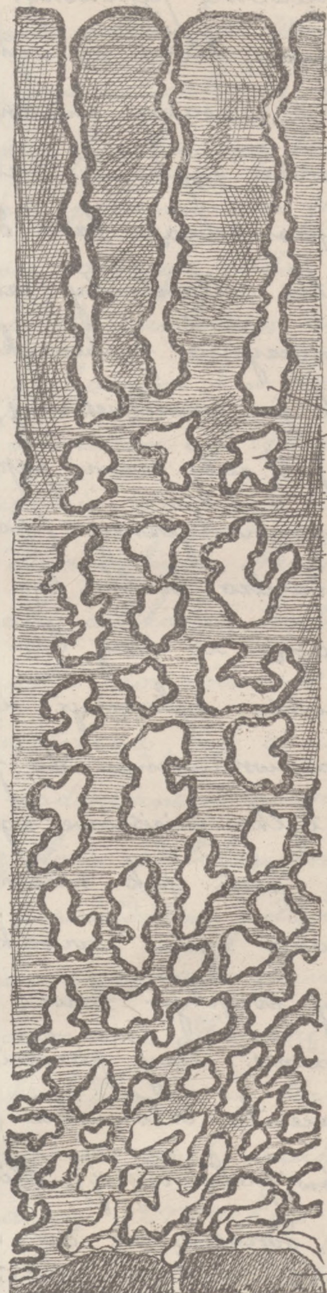
Obficie jest ona zaopatrzoną w cewkowate gruczoły (glandulae utriculares), które biegnąc prawie równolegle do siebie, dochodzą aż do muscularis uteri, gdzieniegdzie zaledwie dychotomicznie się rozgałęziając (rys. 75). Zmiany, którym podlega błona śluzowa macicy, przekształcając się podczas ciąży w błony doczesne, w zasadzie są jednakowe dla decidua vera, reflexa i serotina. Początkowo błona śluzowa grubieje wskutek przyrastania tkanki łącznej (dochodzi do 1 cm.), gruczoły znacznie się powiększają, przy czem nie tylko się wydłużają odpowiednio do zgrubienia błony śluzowej, lecz zarazem się rozszerzają i tworzą, szczególnie w głębszych częściach, liczne wygięcia faliste z odgałęzieniami bocznymi. Na przekroju poprzecznym odróżnić

Rys. 75



Przekrój poprzeczny błony śluzowej macicy. - Gl. u. - Glandulae utriculares; M pokład mięśniowy macicy. -

Rys. 76



Przekrój poprz. bł. śluz. macicy w początku ciąży. - Patrz tekst. -

możemy teraz dwie warstwy: warstwę powierzchowną zbitą (stratum compactum) i głębszą warstwę gąbczastą (stratum spongiosum), przedstawia liczne oka nieprawidłowe – przekroje rozgałęzień gruczołów (rys. 76).

Rys. 77



Przekrój poprzeczny błon zarodkowych i macicy na krawędzi macicy w 6 miesiącu ciąży. – M – mięśnie macicy; Dv – decidua vera; C – stratum compactum; Sp – stratum spongiosum; Dr – decidua reflexa; ch – chorion; am – amnios; bl – nacz. krwionośne str. compacti; dh – rozszerzone światło gruczołów. –

Gdy płód wzrasta, uciska błonę doczesną, wskutek czego warstwa zbita staje się jeszcze bardziej zbitą, w warstwie zaś gąbczastej przewody gruczołów skracają się, rozgałęzienia ich układają się tangencyalnie, tworząc szczeliny, równoległe do powierzchni macicy. Migawkowy przybłonek, wyścielający macicę i część przewodów gruczołowych, przekształca się w zwykły cylindryczny, a potem w płaski.

Bliżej zapoznać się należy z rozwojem i budową deciduae serotinae, z której, jak wiadomo, wytwarza się łożysko. Placenta tworzy się dzięki ścisłemu i zawiłemu połączeniu się chorii frondosi z decidua serotina. Jako punkt wyjścia przy opisie histologicznej budowy placenty posłuży nam preparat Strahla, sporządzony ze świeżego zarodka, poronionego we wczesnem stadjum rozwoju.

Dodatek do strony 99. Dla uzupełnienia pojęcia o rozwoju ogólnego kształtu zarodków kręgowców dodać musimy kilka słów o powstawaniu kończyn.

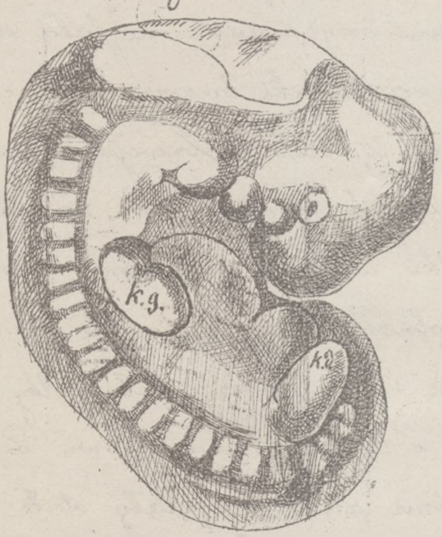
Rozwój kończyn u kręgowców. Wyjaśnieniu tej kwestyi w wielkiej mierze dopomaga anatomia porównawcza. Wykazuje ona, iż u wszystkich kręgowców, poczynając od ryb, kończąc zaś na człowieku, kończyny są zbudowane według jednego typu. I tak, Amphioxus nie posiada specyalnych organów miejscozmienności: porusza się on dzięki ruchliwości całego kadłuba. Idąc wyżej po drabinie szczepowej zwierząt spostrzeżemy, iż u ryb jako organy ruchu powstają fałdy skórne: fałd grzbietny, t. z. płetwa grzbietna ciągnie się od głowy zarodka aż do ogona. Okręcając się koło ogona płetwa grzbietna tworzy płetwę ogonową, która przechodzi następnie na brzuszną stronę zarodka i tu się rozszczepia na dwie płetwy brzuszne: prawą i lewą. U dorosłego osobnika zachowują się tylko pewne części tych płetw. Tak, między płetwą ogonową a brzusznymi powstaje przedział. Toż samo się dzieje między płetwą grzbietną a

ogonową; płetwy brzuszne dzielą się na dwie przednie i dwie tylne. U innych zwierząt całkiem zanika albo raczej wcale nie wytwarza się płetwa grzbietna i ogonowa, wytwarzają się tylko dwie pary wyrostków ścian ciała, jedna przednia, druga tylna, będące tworami analogicznymi do przednich i tylnych płetw brzusznych u ryb. Każda płetwa, jak już wspomnieliśmy, przedstawia fałd skóry, utworzona jest przeto z podstawowej tkanki łącznej (mezenchyma), pokrytej przybłonkiem (ektoderma). W trakcie rozwoju zarodka z szeregu myomerów, odpowiadających tym fałdom, wrastają w ich tkankę podstawową wypustki wraz z nerwami, wskutek czego fałdy owe uzyskują zdolność poruszania się na podobieństwo wioseł: fałdy przekształcają się w organy ruchu. Aby się ruchy mogły odbywać prawidłowo i lepiej swemu celowi odpowiadały, niezbędnem jest, aby mięśnie płetw uzyskały stałe i trwałe punkty przyczepienia. Toteż z tkanki łącznej w płetwach wytwarza się u niższych ryb szkielet chrząstkowy w postaci szeregu ruchomych prętów. Szkielet ten powstaje zupełnie niezależnie od szkieletu osiowego. U wyższych gatunków ryb szkielet chrzęstny zostaje zamieniony na kostny.

U zwierząt wyższych kończyny powstają bardzo podobnie. U ssaków (a więc i u człowieka) w bardzo już wczesnem stadjum zarodkowem (u człowieka przed piątym tygodniem życia płodowego) kończyny powstają w postaci niewielkich wyniosłości, które się ukazują zawsze na brzusznej stronie tułowia (rys. 78), cze-

go następstwem jest fakt, iż u dorosłych osobników kończyny zaopatrzone są w nerwy przez przednie gałęzie nerwowe (rami anteriores sive ventrales). W skład wyniosłości kończynowych prócz nerwów i nabłonka (tworów ektodermalnych) wchodzi tkanka mezenchymatyczna i wypustki myomerów ze swymi nerwami. Z pierwszej powstają wszystkie twory łącznotkankowe (cutis, szkielet i t.d.), z drugiej – mięśnie kończyn. Przekształcenie się wyniosłości kończynowych w definitywne kończyny polega na ich wzrastaniu i różnicowaniu się rozmaitych części składowych. Pręty chrzęstne (resp. kostne) stanowiące szkielet kończyn, tworzą szereg ogniw, połączonych z sobą ruchomymi stawami. Różnice w budowie tego szkieletu u rozmaitych zwierząt dają się sprowadzić do stopniowego zaniku rozmaitych prętów lub całych ich szeregów i zlewania się kilku prętów, a następnie wygórowanego rozwoju jednych prętów kosztem innych.

Rys. 78.

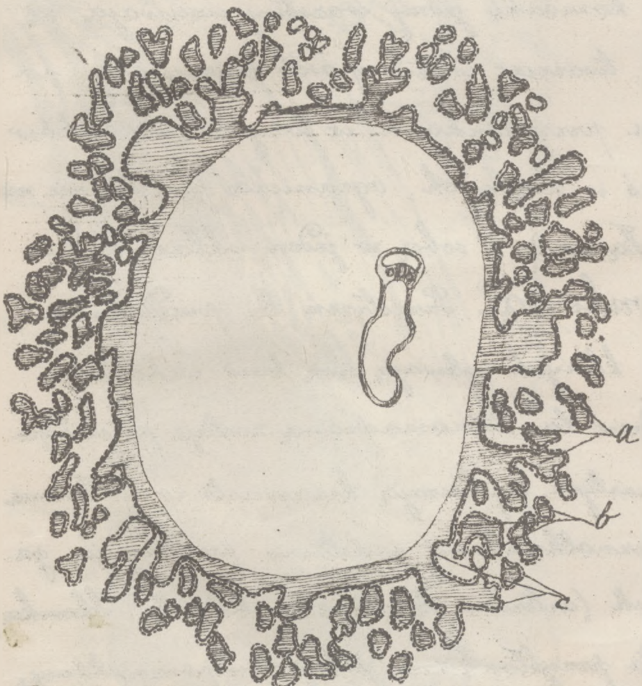


Zarodek człowieka w połowie piątego tygodnia (podług Rabl'a): kg-kończyna górna; kd-kończyna dolna.

Każda wyniosłość kończynowa, a więc i sama kończyna, jest

utworem kilku segmentów tułowia. Stąd też wynika fakt, że każdą kończynę zaopatruje w nerwy kilka korzonków nerwowych (wiadomem zaś jest, iż każdy korzonek nerwowy odpowiada jednemu segmentowi), a prócz tego zmianie i zatarciu się pierwotnego układu metamerycznego mięśni i wytworzeniu się nowego odmiennego układu przypisać należy wytworzenie się splotów nerwowych (plexus cervico-brachialis i plexus lumbosacralis), w których skład wchodzą jedynie gałęzie przednie (rami anteriores, sive ventrales).

Rys. 79



Przekrój poprzeczny jajka ludzkiego z końca II tygodn. a-tkanka łączna chorionu i kosmków; b-przybłonek zarodka; c-przybłonek matczyny.

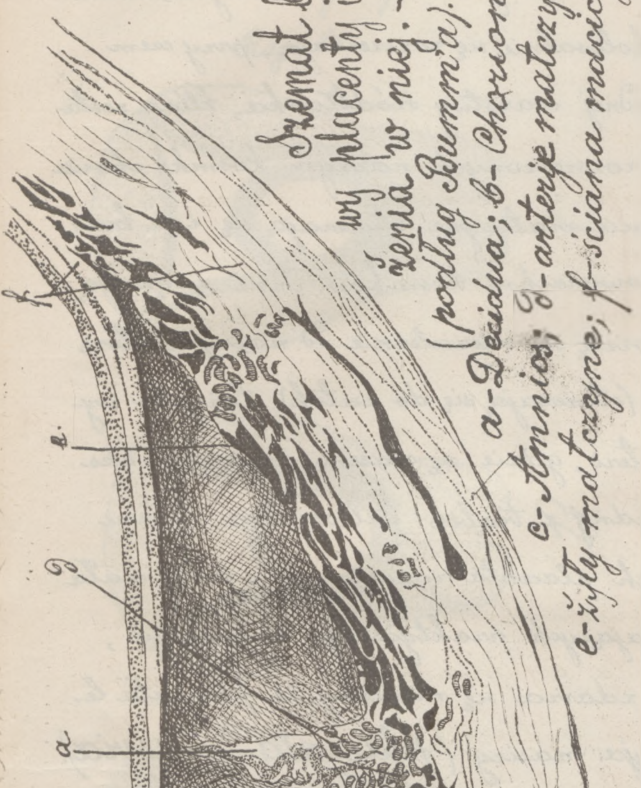
Mikroskopowa budowa placenty ludzkiej.

W pierwszych początkach rozwoju łożyska ludzkiego łącznotkankowa podstawa kosmówki posiada wszędzie dwuwarstwową powłokę przybłonkową. Stwierdza to preparat Strahla, sporządzony z łożyska zarodka w drugim tygodniu. Widzimy na nim (rys. 79) różnokształtne oka, odpowiadające przekrojom kosmków i ich rozgałęzień. Każde oko jest otoczone dwoma warstwami przybłonka: jedna warstwa należy do chorionu, druga – do błony śluzowej macicy. W placencie dojrzałej gdzieniegdzie zaledwie spostrzedz się daje podwójna war-

stwa przybłonkowa, podczas gdy jako prawidło występuje jedna warstwa przybłonka płaskiego.

Ta różnica budowy łożyska dojrzałego z jednej strony i dopiero rozwijającego się z drugiej, da się w ten sposób wytłomaczyć, że z początkowych dwu warstw przybłonka kosmówki jedna zanika zupełnie lub, jak inni chcą, komórki jednej warstwy wsuwają się między komórki drugiej, tworząc w ten sposób pojedynczy pokład. Podwójna warstwa przybłonkowa w łożysku zarodków młodszych, pojedyncza zaś u starszych, ogranicza przestrzenie nieprawidłowego kształtu, połączone z sobą w jeden układ t.z. — przestrzeń międzykosmkową. Przestrzeń ta przedstawia szerokie zatoki krwiste, do których wlewają swą krew wchodzące w nie tętnice maciczne. Krew ta odprowadzoną zostaje przez odpowiednie weny. Do zatok krwistych wysterczają krzaczasto rozgałęzione kosmki chorionu; w ich łącznotkankowej podstawie przebiegają gałązki tętnic i żył pępkowych (arteriae et venae umbilicales). Tkanka łączna kosmków jest pokryta przybłonkiem, jak już wspomnieliśmy, początkowo dwuwarstwowym, w czasie późniejszym — jednowarstwowym.

Matczyne naczynia łożyskowe. Tętnice maciczne, wstępując do błony doczesnej, ulegają grajcarkowatemu skręceniu, co na preparatach uwidocznia się w większej ilości charakterystycznie ułożonych przekrojów tętnic (rys. 80). Przy tem się zmienia budowa ścian naczyniowych, mianowicie ich media ulega zanikowi. Tak zmienione tętnice otwierają się do przestrzeni międzykosm-



s. 80. Szemat budowy placenty i krążenia w niej. — (podług Bumm'a). — a-Decidua; b-Chorion; c-Amnios; d-arterje matczyne; e-żyły matczyne; f-ściana macicy. —

kowych, przeważnie w środkowej części każdego kotyledonu placentarnego (por. str. 148), który zachowuje swój własny niejako system obiegu krwi (posiada własną tętniczkę doprowadzającą i żyłkę odprowadzającą). — Bardziej ku obwodowi każdego kotyledonu przebiegają weny, które na przekroju mają kształt wąskich szczelin, wysłanych śródbłonkiem.

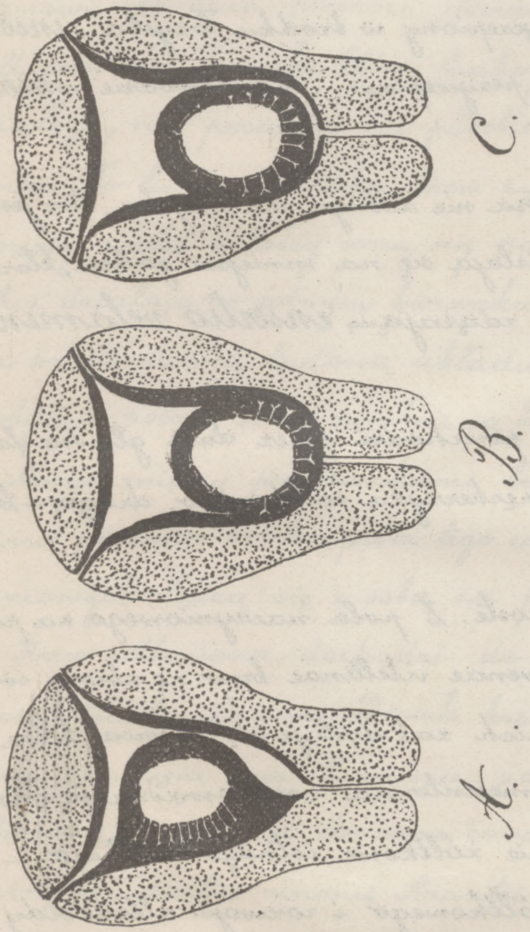
Jakkolwiek wszyscy uczeni zgodnie uznają przestrzeń międzykosmkową za układ zatok krwistych, w których kosmki chorionu zostają obficie opłukiwane krwią matczyną, to jednak nie mogą się zgodzić co do jej (przestrzeni międzykosm-

kowej) morfologicznego pochodzenia.

Jedni utrzymują, że przestrzeń międzykosmkowa tworzy się w ten sposób, iż naczynia matczyne kolosalnie się rozszerzają, przy czem ścianka ich redukuje się do jednej warstwy śródbłonka, która zostaje przebitą przez wrastające do rozszerzonych naczyń kosmki chorionu. Inni twierdzą, że naczynia matczyne otwierają się i że krew z nich płynie bezpośrednio po powierzchni kosmków. Inni znów są zdania, że zatoki krwiste tworzą się niezależnie od naczyń, które je tylko wypełniają swoją krwią (otwierają się do zatok). Łożysko wytwarza się zwykle w fundus uteri, gdzie się czasem umieszcza ekscentrycznie, zamykając ujście jednej z trąbek Fallopiusza. Znane są jednak wypadki, w których placenta rozwija się z boku ciała macicy. Prócz tych, nie posiadających praktycznego znaczenia, zmian w położeniu łożyska, zdarza się niekiedy, że placenta leży bardziej ku dołowi, ku szyjce macicy (placenta praevia). Te wypadki na uwagę zasługują z tego względu, iż podczas porodu dla umożliwienia przejścia zarodkowi rozszerza się szyjka i dolna część macicy i tem samem powoduje przedwczesne odczepienie się łożyska, a więc przerwanie naczyń, co połączone jest ze znacznym upływem krwi, zagrażającym życiu matki. Dawniej przypuszczano, że placenta praevia powstaje wskutek opadnięcia jajka ku macicznemu ujściu szyjki, Hofmeier atoli dowodzi, że placenta praevia powstaje w ten sposób, iż łożysko wytworzone z boku ciała macicy, rozszerza się na chorion frondosum, które z cza-

szem się zrasta z decidua vera, zamykając przez to orificium internum uteri. Do łatwiejszego zrozumienia tych dwu poglądów przyczynią

Rys. 81.



Szematy, wyjaśniające powstawanie placentae praeviae. - Objaśnienie w tekscie. -

się oboczne szematy. Pierwszy z nich przedstawia placentę, umieszczoną z boku ciała macicy, drugi — powstawanie placentae praeviae podług dawniejszych poglądów, trzeci — podług poglądu Hofmeiera. Podczas bólów porodowych wskutek skurczu mięśni macicy błony płodowe pękają naprzeciwko orificium uteri (punctum minoris resistentiae), po czem się wylewa nazewnątrz płyn amniotyczny. Potem zostaje wypchnięty z macicy zarodek; łączność jego z łożyskiem przerywa się sztucznie przez przecięcie sznura pępkowego między dwoma ligaturami. Skurcze poporodowe usuwają wreszcie błony płodowe wraz z łożyskiem. Przy tem ostatniem zjawisku błona śluzowa macicy rozrywa się w połowie swej grubości, t.j. na granicy warstwy zbitej i gąbczastej. Krwotok, przy tem powstający,

zostaje ~~zata~~mowany dzięki zaciśnięciu naczyń macicznych przez skurcze mięśni. W 2-3 tygodnie po porodzie błona śluzowa macicy zupełnie się regeneruje i przychodzi do stanu normalnego.

Sznur pępkowy zwykle bywa przyczepiony w środku łożyska - insertio centralis, zdarza się atoli przyczepienie i na obwodzie - insertio marginalis.

W rzadkich wypadkach pępowina nie dobiega do łożyska, lecz jeszcze w chorionie naczynia rozdzielają się na mniejsze gałęzie, które następnie z osobna do łożyska zdążają - insertio velamentosa (przyczepienie wśród błon).

Krążenie u zarodka przechodzi przez dwie główne fazy: pierwszą stanowi krążenie pęcherzyka żółtkowego, drugą - krążenie łożyskowe (allantoidowe).

Krążenie żółtkowe jest dość proste. Z pola naczyniowego za pośrednictwem venae terminalis i venae vitellinae krew się zbiera w venae omphalomesentericae, z nich zaś dostaje się do serca, które przez aortę i arteryą omphalomesenterica rozprowadza ją znowu po area vasculosa. Krążenie żółtkowe istnieje niedługo: - w miarę zaniku pęcherzyka żółtkowego i rozwoju allantoidy ono ustępuje miejsca krążeniu łożyskowemu. Cechy charakterystyczne krążenia łożyskowego w porównaniu z krążeniem poporodowem, ściśle są związane z tą okolicznością, iż organem, służącym do odświeżania krwi zarodka, jest łożysko.

Całe krążenie (łożyskowe) u zarodka nie da się podzielić na dwie, ściśle od-

graniczone fazy, jak to widzimy w okresie poporodowym. U osobników dorosłych wszystka krew, przepływająca przez tkanki, zanim znowu do nich powróci, skierowuje się dla odświeżenia się do płuc. U zarodka łożysko, które funkcyonuje poniekąd jako płuca dorosłego, nie posiada na podobieństwo tychże specyficznego krążenia. To też u zarodka krew żylna nie oddziela się ściśle od tętniczej i obie połowy serca nie posiadają zróżnicowanych funkcyj, lecz działają w jednym kierunku. Fakt ten pozostaje w związku z anatomiczną budową układu krążenia. Podczas gdy u dorosłych obydwie połowy serca zupełnie są od siebie odgraniczone, u zarodka istnieje między przedsionkami bezpośrednia komunikacya, mianowicie foramen ovale; prócz tego układy tętnicze obydwóch komór sercowych łączą się z sobą za pośrednictwem ductus Botalli.

Krew utleniona dochodzi do zarodka z łożyska przez vena umbilicalis. Zanim jednak krew ta dojdzie do serca, rozbić się ona musi na dwa strumienie: jeden przechodzi przez miąższ wątrobowy i uchodzi do vena cava inferior jako krew żylna, drugi – przez ductus venosus Arantii uchodzi do tej samej vena cava inferior, gdzie się oba strumienie łączą z krwią żylną tej weny, tak że do serca (prawego przedsionka) dochodzi krew mięszana, która też zostaje rozprowadzona po całem ciele zarodka. Ani jeden przeto organ nie otrzymuje całkiem czystej krwi tętniczej. Zdawałoby się, że wątroba posiada ten przywilej, gdyż krew do niej dochodzi bezpośrednio z łożyska, pamiętać atoli trzeba, że do

wątroby dochodzi vena omphalomesenterica (resp. vena portae), prowadząca krew żylną z trzewiów. Jednakże możemy przyjąć, iż wątroba najlepszą krew pobiera w porównaniu z resztą organów, wskutek czego też się rozrasta (do kolosalnych rozmiarów. u płodu)

Z vena cava inferior krew uchodzi do prawego przedsionka. Przez odpowiednie umieszczenie tuberculi Loweri i valvulae Eustachii główny strumień tej krwi zostaje skierowany wprost ku foramen ovale i lewemu przedsionkowi, skąd się dostaje do odpowiedniej komory i aorty. Z aorty większa część tej krwi przechodzi do pni tętniczych, prowadzących do głowy i górnych kończyn, i zaledwie mała cząstka przez aorta descendens rozchodzi się po reszcie tułowia.

Całkiem żylna krew venae cavae superioris uchodzi również do przedsionka prawego, lecz nie napotyka tutaj żadnych przeszkód i skierowuje się wprost do ostium atrioventriculare dextrum, z komory prawej zdąża do arteria pulmonalis i przez ductus Botalli do aorta descendens (do płuc dochodzi mało krwi, gdyż tętnice płucne są bardzo wąskie). Krew ta przeto ominąwszy arteriae carotides i subclaviae (ductus Botalli uchodzi do aorty już po odgałęzieniu się wspomnianych tętnic), łączy się z resztą krwi aorty, której pochodzenie znamy, i podąża ku dolnej połowie ciała. Tam w części zaopatruje tętnice miednicy i kończyn dolnych, w głównej zaś mierze skierowuje się ona przez arteriae umbilicales ku łożysku, by się tam odświeżyć i odbyć znowu opisaną dopiero co wędrówkę.

Z tego rysu możemy wywnioskować, iż górna połowa ciała otrzy-

nuje krew lepiej utlenioną niż dolna. Ta okoliczność tłomaczy nam dysproporcyą wzrostu obydwóch połów ciała: pierwsza rozrasta się nadmiernie kosztem drugiej. Gdy się zbliża czas porodu warunki odżywiania się tułowia i dolnych kończyn poprawiają się: foramen ovale stopniowo się zmniejsza, i, co za tem idzie, więcej krwi utlenionej przechodzić musi do komory prawej, a więc przez ductus Botalli do aorta descendens i dolnej połowy ciała.

Opisany wyżej system krążenia krwi prawie momentalnie po porodzie przekształca się w system definitywny osobnika dorosłego. Po przecięciu pępowiny tracą znaczenie venae et arteriae umbilicales, światło ich powoli zupełnie znika, ductus Botalli et Arantii, foramen ovale zarastają i cały obieg krwi przybiera znany nam charakter krążenia definitywnego.

Koniec części ogólnej.

Embryologie 153 413 566

Histologie 544

Anatomie 21 468 590 1079

2189 : 60
180
389
360
29

36